

SÉRIE A, N° 1295 •
N° D'ORDRE 2164

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GEORGES TEISSIER

Chef des Travaux à la Station biologique de Roscoff

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LA
CROISSANCE DES INSECTES.

Soutenue le 12 février 1931 devant la Commission d'examen.

MM. CH. PÉREZ. . . .	<i>Président.</i>
ROBERT-LÉVY. . .	} <i>Examineurs.</i>
H. LAUGIER. . . .	

PARIS (V^e)

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

SÉRIE A, n° 1295
N° D'ORDRE 2164

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GEORGES TEISSIER

Chef des Travaux à la Station biologique de Roscoff

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LA
CROISSANCE DES INSECTES.

Soutenue le février 1931 devant la Commission d'examen

MM. CH. PÉREZ. . . .	<i>Président.</i>
ROBERT-LÉVY. . .	} <i>Examineurs.</i>
H. LAUGIER. . . .	

PARIS (V^e)
LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen.....	C. MAURAIN, professeur, Physique du globe.		
Doyen honoraire...	M. MOLLIARD.		
	A. JOANNIS.		
Professeurs hono-	H. LE CHATELIER.		
raires.....	H. LEBESGUE.		
	A. FERNBACH.		
	A. LEDUC.		
	E. HÉROUARD.		
	Émile PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.	
	G. KENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.	
	E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.	
	P. JANET.....	Électrotechnique générale.	
	F. WALLERANT.....	Minéralogie.	
	P. PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.	
	Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.	
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.	
	M. CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	
	G. URBAIN.....	Chimie minérale.	
	Émile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.	
	L. MARCHIS.....	Aviation.	
	Jean PERRIN.....	Chimie physique.	
	Rémy PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).	
	H. ABRAHAM.....	Physique.	
	M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.	
	E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.	
	L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.	
	E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théories des trans- formations.	
Professeurs.....	A. COTTON.....	Physique générale.	
	J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.	
	Charles FABRY.....	Physique.	
	Charles PÉREZ.....	Zoologie.	
	Léon BERTRAND.....	Géologie structurale et géologie appliquée.	
	R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.	
	E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.	
	P. PORTIER.....	Physiologie comparée.	
	E. BLAISE.....	Chimie organique.	
	P.-A. DANGEARD.....	Botanique.	
	Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.	
	P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.	
	O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.	
	G. JULIA.....	Mathématiques générales.	
	A. MAILHE.....	Étude des combustibles.	
	L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.	
	Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.	
	Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.	
	Ch. JACOB.....	Géologie.	
	P. PASCAL.....	Chimie minérale.	
	Léon BRILLOUIN.....	Théories physiques.	
	V. AUGER.....	Chimie appliquée.	
	E. ESCLANGON.....	Astronomie.	
	G. MAUGUIN.....	Minéralogie.	
	L. BLARINGHEM.....	Botanique.	
	H. BÉNARD.....	Mécanique des fluides et expérimentale.	
E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseig ^t P. C. N.).	A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).	
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).	
A. GUILLET.....	Physique.	ROBERT-LÉVY..... Zoologie.	
A. MICHEL-LÉVY..	Pétrographie.	L. DUNOYER..... Optique appliquée.	
A. DEREIMS.....	Géologie.	A. GUILLERMOND..	Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY.....	Calcul différentiel et intégral.	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.	M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabilités et Phys. mathématiques.
G. BRUHAT.....	Physique	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
H. MOUTON.....	Chimie physique.		
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.		
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.		

Secrétaire..... A. PACAU .



RECHERCHES

MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR LA

CROISSANCE DES INSECTES

PAR
GEORGES TEISSIER

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	31
CHAPITRE PREMIER. — <i>Croissance pondérale et croissance linéaire des Insectes.</i>	35
Résultats expérimentaux.....	38
I. — Croissance de <i>Dixippus morosus</i> (p. 38). — II. Croissance de <i>Galleria mellonella</i> (p. 43). — III. Croissance de <i>Tenebrio molitor</i> (p. 47) : a) Croissance individuelle (p. 47) ; b) Croissance moyenne (p. 54). — IV. Croissance pondérale de quelques Arthropodes aquatiques (p. 61). — V. Croissance du squelette chitineux de quelques Arthropodes (p. 68).	
Caractères généraux de la croissance des Arthropodes.....	73
I. Mue et croissance (p. 74). — II. Place et nombre des mues (p. 76). — III. Conclusions (p. 80).	
Résumé.....	84
CHAPITRE II. — <i>Dysharmonies de croissance chez les Insectes</i>	87
Historique.....	88
Matériel et technique.....	93
Traductions graphique et analytique des résultats.....	95
Résultats expérimentaux.....	96
I. Dysharmonies de <i>Lucanus cervus</i> mâle (p. 96). — II. Dysharmonies de <i>Dixippus morosus</i> (p. 99). — III. Dysharmonies de <i>Tenebrio molitor</i> (p. 101). — IV. Dysharmonie du céphalothorax des Brachyures (p. 102). — V. Croissance de l'œil composé (p. 106) : a) His-	

torique (p. 106); b) <i>Technique</i> (p. 107); c) <i>Résultats expérimentaux</i> (p. 108); d) <i>Remarques sur la croissance des ommatidies</i> (p. 114). — VI. Croissance du système nerveux (p. 117) : a) <i>Matériel et technique</i> (p. 117); b) <i>Résultats expérimentaux</i> (p. 118). — VII. Croissance des cellules nerveuses (p. 124).	
Interprétation des lois de dysharmonie.....	128
Résumé.....	132
CHAPITRE III. — <i>Croissance biochimique de Tenebrio molitor et de Galleria mellonella</i>	
Croissance biochimique de <i>Tenebrio molitor</i>	136
I. Matériel (p. 136). — II. Techniques (p. 138). — III. Calcul et traduction graphique des résultats des analyses (p. 141). — IV. Résultats expérimentaux (p. 143) : a) <i>Eau et substances sèches</i> (p. 143); b) <i>Graisses, substances sèches dégraissées, extractifs et cendres</i> (p. 146); c) <i>Constituants azotés</i> (p. 153); d) <i>Constituants phosphorés</i> (p. 158); e) <i>Carbone total</i> (p. 164); f) <i>Données complémentaires</i> (p. 166); g) <i>Résumé du résultat des analyses</i> (p. 167). — V. Interprétation des faits expérimentaux : a) <i>Changements de composition chimique et croissance</i> (p. 168); b) <i>La notion de dysharmonie biochimique</i> (p. 171); c) <i>Signification des lois de dysharmonie</i> (p. 173).	
Croissance biochimique de <i>Galleria mellonella</i>	178
I. Résultats expérimentaux (p. 179) : a) <i>Eau et substances sèches</i> (p. 179); b) <i>Chaleur de combustion</i> (p. 183); c) <i>Phosphore total</i> (p. 184); d) <i>Autres constituants</i> (p. 186). — II. Interprétation des faits expérimentaux (p. 189).	
Résumé.....	193
CHAPITRE IV. — <i>Énergétique de la croissance de Tenebrio molitor</i>	
Les rendements de la croissance.....	196
I. Définitions (p. 196). — II. Historique (p. 197). — III. Techniques expérimentales (p. 198). — IV. Utilisation des chiffres expérimentaux (p. 199). — V. Équivalence énergétique des larves (p. 202). — VI. Expériences de rationnement (p. 204) : a) <i>Larves nourries de farine de froment</i> (p. 204); b) <i>Larves nourries de farine lactée</i> (p. 208); c) <i>Rendement des synthèses</i> (p. 210). — VII. Rendements et croissance (p. 213).	
La grandeur du métabolisme.....	214
I. Métabolisme minimum (p. 214) : a) <i>Technique</i> (p. 215); b) <i>Historique</i> (p. 215); c) <i>Résultats des mesures</i> (p. 217). — II. Métabolisme normal et métabolisme d'entretien (p. 220). — III. Métabolisme et taille (p. 223).	
Résumé.....	225
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	227
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	233

INTRODUCTION

L'étude de la croissance, longtemps délaissée, a fait ces dernières années de très grands progrès. On peut admettre, malgré l'incertitude de quelques faits et l'imprécision des doctrines, que nous connaissons actuellement, en ce qu'elles ont d'essentiel, les modalités de la croissance des Vertébrés supérieurs. Il en va tout autrement pour les Invertébrés, et nous ne savons encore que fort peu de choses sur la croissance des représentants d'un groupe aussi important que celui des Arthropodes.

L'étude de la croissance des Insectes, dont les résultats vont être exposés ci-après, s'efforce d'apporter sur certains points qui m'ont paru particulièrement importants, quelques-unes des données précises qui font encore défaut.

J'ai usé dans ce travail de techniques empruntées à plusieurs disciplines biologiques. Cette façon de faire, trop légitime pour qu'il soit nécessaire d'en justifier le principe, n'est pas sans présenter quelque inconvénient pratique. La multiplicité des procédés mis en œuvre réduit l'usage qu'on peut faire de chacun d'eux, tout en allongeant singulièrement le temps nécessaire à l'accomplissement de la tâche projetée. Si, malgré tout, j'ai préféré procéder comme je l'ai fait, c'est qu'il m'est apparu dès le début de ces recherches qu'une exacte compréhension du phénomène de la croissance nécessitait absolument cette collaboration de disciplines variées qui, appliquées à un même objet, dans un même esprit, se prêtent un mutuel appui.

Je n'apporte d'ailleurs pas ici la totalité de mes résultats. Pour ne pas accroître dans des proportions excessives l'étendue de ce mémoire, j'ai laissé de côté, pour un exposé ultérieur, l'étude de la croissance cellulaire, sur laquelle je possède de très nombreux documents. J'ai, d'autre part, publié séparément des études théoriques poursuivies parallèlement à mes recherches expérimentales. Bien qu'elles m'aient souvent guidé, il n'y sera fait ici que de courtes allusions, cet exposé devant rester essentiellement objectif et les interprétations n'interviendront que pour systématiser les faits observés.

Ce mémoire, dont la base expérimentale est fournie par plusieurs milliers de pesées et mensurations, et plusieurs centaines de dosages, est divisé

en quatre chapitres dont chacun résume les résultats de l'application d'un ensemble de techniques au problème de la croissance.

Le premier, consacré à la croissance linéaire et à la croissance pondérale d'*Insectes* variés, est une étude zoologique précisée par des pesées et des mensurations.

Le deuxième, où est étudiée la croissance de diverses unités anatomiques chez un certain nombre d'espèces, est une application de la biométrie à un problème de morphologie générale.

Le troisième est une contribution à l'étude biochimique de la croissance et porte sur deux espèces, différentes à bien des égards.

Le quatrième enfin, consacré à l'étude du métabolisme matériel et du métabolisme énergétique d'une espèce, est une contribution à l'étude physiologique de la croissance.

Je crois que les résultats acquis débordent, en plusieurs circonstances, le cadre dans lequel ils ont été établis, et que plusieurs des propositions que j'ai pu énoncer ont une valeur assez générale pour que ce travail soit, à la fois, l'étude d'un groupe particulier et une contribution à la connaissance des lois générales de la croissance.

La parution de ce travail a été retardée par diverses circonstances et en particulier par l'impossibilité où je me suis trouvé ces deux dernières années, de consacrer plus de quelques mois par an à mes recherches sur les *Insectes*. Mais ce retard a eu un avantage. Le temps assez long qui s'est écoulé entre la publication de diverses notes et celle du travail complet, m'a permis de voir se confirmer par différents auteurs plusieurs résultats qui me tenaient particulièrement à cœur. Il sera fait mention, en temps voulu, de ces travaux récents.

C'est à M. Ch. Pérez, professeur à la Sorbonne, directeur de la Station Biologique de Roscoff, que je dois mon éducation de zoologiste et le goût qui m'a porté à entreprendre des recherches sur les *Insectes*. Il m'a encouragé à étudier la physiologie de la métamorphose, et m'a laissé la liberté de faire de ce qui ne devait être qu'une courte préface, la totalité du travail. Depuis l'époque où j'entreprenais, sous sa direction, mes premières recherches, il n'a pas cessé de s'intéresser à mon activité scientifique. Je lui suis infiniment reconnaissant de la preuve d'estime qu'il m'a donnée en me confiant le poste de chef des travaux à la Station Biologique de Roscoff et de la façon dont il a, en toutes circonstances, facilité mon travail. Je suis heureux de lui adresser ici le témoignage de ma respectueuse affection.

Je tiens à dire mon amicale reconnaissance à M. Robert Lévy, profes-

seur à la Sorbonne et directeur du laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure, dont pendant quatre années j'ai été l'agrégé-préparateur, et qui a su me donner le goût de la physiologie comparée. C'est à son laboratoire, dont il a mis avec la plus grande libéralité toutes les ressources à ma disposition, qu'ont été poursuivies ces recherches. Lorsque je fus nommé à un autre poste, il a bien voulu m'y conserver une place, et me permettre d'user, comme par le passé, des facilités de toute sorte qu'on y trouve.

J'adresse ici mes remerciements à M. André Mayer, professeur au Collège de France, pour l'intérêt qu'il a toujours porté à mes recherches. A un moment où changeaient mes préoccupations scientifiques, il m'a soutenu de ses encouragements et m'a engagé à poursuivre dans une voie où je me félicite d'avoir persévéré.

Un livre a eu sur l'orientation de ce travail une influence décisive. C'est la *Cinétique du développement*. Je voudrais en remercier M. E. Fauré-Frémiet, professeur au Collège de France, et lui témoigner ma reconnaissance pour la bienveillance qu'il m'a montrée en plusieurs circonstances.

Ce travail n'aurait pu atteindre son plein développement si je n'avais eu, à l'occasion de recherches antérieures, le plaisir de collaborer avec mes amis R. Lambert et Ph. L'Héritier, et si M^{lle} J.-M. Durey n'avait pas apporté à la partie matérielle à laquelle je n'aurais pu suffire, un concours précieux. Il m'est agréable de les remercier.

CHAPITRE PREMIER

CROISSANCE PONDÉRALE ET CROISSANCE LINÉAIRE DES INSECTES

Possédant un squelette externe, les Arthropodes doivent nécessairement se distinguer des autres animaux par leur façon de croître. Les Traités élémentaires de zoologie décrivent l'animal muré dans sa carapace rigide qu'il doit briser pour grandir ; la mue se trouve ainsi expliquée par la croissance.

Depuis longtemps déjà, à la conception classique, qui cependant conserve des adeptes, ont été opposés des faits qui tendent à en atténuer la rigueur, et des interprétations qui donnent à la mue une signification d'apparence plus physiologique.

J'essaierai à mon tour, dans ce chapitre, de déterminer en quoi la croissance des dimensions ou du poids d'un Insecte diffère de celle des autres Métazoaires. Je ne me bornerai pas, comme on l'a fait trop souvent, à l'étude d'un seul type, qu'on est porté à donner comme modèle à tous les autres, mais, dans la mesure du possible, je tiendrai compte de la diversité des types d'Insectes. Ce n'est pas qu'il s'agisse de faire une revue systématique, qui prendrait beaucoup de place et n'apporterait que peu de renseignements utiles. Ce qui doit nous importer, c'est que les diverses larves d'Insectes peuvent présenter un squelette très irrégulièrement développé. Construit de pièces rigides dont les articulations n'offrent que le jeu indispensable aux mouvements, il se rapproche beaucoup dans certains cas du squelette de l'Arthropode schématique. Ailleurs, la chitine mince et souple, épaissie seulement en quelques points isolés, n'a guère plus de résistance que le tégument de la plupart des Invertébrés.

En second lieu, il faut distinguer soigneusement ici, entre la croissance en poids et la croissance en longueur. Agir autrement expose à des erreurs dont il serait facile de donner des exemples.

Il convient enfin, on le verra, d'étudier séparément la croissance pondérale des Arthropodes aquatiques.

De ce programme, les recherches personnelles que j'expose ci-après et qui, sous une forme succincte, ont été publiées en 1928, réalisent l'essentiel. Pour le reste, j'utiliserai les travaux de mes prédécesseurs, ou même,

le cas échéant, certains résultats plus récents que les miens, avec lesquels ils sont d'ailleurs en bon accord.

Pour ne pas développer outre mesure un historique fastidieux, je me bornerai ici à signaler sommairement ceux des travaux portant sur les Insectes qui apportent une contribution de quelque intérêt à l'un ou l'autre des problèmes que posent la croissance pondérale et la croissance linéaire.

On peut distinguer d'abord tout un groupe de recherches dont l'objet principal a été l'étude des mues. Laissant de côté les données éparses çà et là dans l'immense littérature entomologique, je ne retiendrai que quelques travaux qui s'attachent à systématiser les faits avec plus ou moins d'ampleur. En 1887 BROOKS, et en 1890 DYAR, énonçaient, indépendamment l'un de l'autre, une règle pratique qui devait permettre de s'assurer que, dans une collection de larves d'une espèce d'Arthropodes, aucun stade ne manque. BROOKS, étudiant les Stomatopodes du *Challenger*, constata que les larves de *Coronis minutus* qu'il avait entre les mains appartenaient à quatre stades dont les longueurs respectives étaient 4,16 ; 5,29 ; 6,49 et 10,21 mm. Cette succession de chiffres se rapproche beaucoup de la progression géométrique de premier terme 4,16 et de raison 1,25 : 4,16 ; 5,20 ; 6,50 ; 8,13 ; 10,16.... On peut penser qu'à chaque stade la taille est de 25 pour 100 supérieure à celle du stade précédent et que les récoltes renferment seulement les stades 1, 2, 3 et 5, le quatrième manquant par hasard. BROOKS admit que cette règle a, pour les Stomatopodes, une valeur générale et l'utilisa constamment au cours de son étude (1).

Les observations de DYAR, dont l'étude porte sur des larves de Lépidoptères, aboutissent à des conclusions tout à fait semblables, à la valeur près de la raison de la progression, celle-ci étant par exemple de 1,48 pour *Halisidota harrisii*.

Cette règle empirique qui régit la croissance des Arthropodes, loi de BROOKS pour les carcinologistes, loi de DYAR pour les entomologistes, resta dans le domaine des spécialistes jusqu'au jour où PRZIBRAM et MÉGUSAR (1912), sans connaître les recherches de leurs prédécesseurs, la découvrirent à nouveau. De très nombreuses pesées et mensurations portant sur un Mantide, *Sphodromantis bioculata*, leur montrèrent que d'une mue à l'autre le poids doublait, et que, corrélativement, la longueur était multipliée par 1,26, nombre pratiquement égal à $\sqrt[3]{2}$, qui est bien la valeur qu'on doit rencontrer si la croissance se fait de façon homothétique. Érigeant cette constatation en loi générale, ils admirent que, chez tous les Arthropodes, le poids devait doubler à chaque mue ou, exceptionnellement,

(1) Il fit appel également, mais de façon accessoire, à une notion qui a reparu bien plus tard sous le nom de « dysharmonie ». Cf. p. 106.

être multiplié par 4 ou par 8, à moins encore que, par accident, il ne restât stationnaire. Dans la croissance d'un Arthropode qui ne change pas de forme, la longueur d'un stade peut se déduire de celle du stade précédent en la multipliant par 1 ; 1,26 ; 1,59 ou 2 ; le chiffre 1,26 étant de beaucoup le plus fréquent. Les chiffres relatifs à de très nombreux Arthropodes, que PRZIBRAM rassembla par la suite (1922, 1925), donnèrent à cette conception un appui très sérieux, les valeurs observées se montrant toujours très proches de celles qui viennent d'être calculées.

Une examen du même genre, qui porte sur un grand nombre d'espèces d'Insectes appartenant aux principaux ordres, a été pratiqué plus récemment par BODENHEIMER (1927). Il confirme sensiblement les résultats de PRZIBRAM et montre, en outre, que la règle de DYAR tombe en défaut dans bien des cas. Les longueurs des stades successifs appartiennent bien à une même série géométrique, mais assez souvent cette série présente une ou plusieurs lacunes. Un peu auparavant, par contre, une étude portant sur *Tineola biselliella* avait conduit TITSCHACK à dénier toute valeur aux règles formulées par PRZIBRAM. Nous aurons un peu plus loin à examiner ses arguments.

Toutes les études dont il vient d'être question ont pour objet la recherche des lois qui déterminent la fréquence des mues et leur place dans la vie larvaire. Dans d'autres recherches, au contraire, on ne se borne plus à noter les dimensions et quelquefois le poids à certains stades remarquables, mais on essaie de suivre de façon continue les variations de la taille ou du poids en fonction du temps. On détermine ainsi dans sa totalité la courbe de croissance dont le premier type d'études ne donne que quelques points. Nous possédons des données de cet ordre pour une dizaine d'espèces appartenant à six ordres différents (1). Pour d'autres formes nous ne disposons que de rares chiffres dont il serait imprudent de faire état. Les courbes, qui diffèrent assez notablement d'un type à l'autre, n'ont en général guère été commentées par leurs auteurs. Il me paraît assez inutile d'en examiner les caractères ici. Je le ferai plus loin, quand j'aurai exposé mes résultats personnels.

Désirant alléger, dans la mesure du possible, ce chapitre, je n'ai voulu ni multiplier les exemples, ni donner pour chacun d'eux un trop grand nombre de chiffres. Je n'ai pas cru non plus nécessaire de donner des tableaux numériques qui auraient fait double emploi avec les graphiques qui traduisent les faits exposés.

(1) Les principales sont : *Bombyx mori* (LUCIANI et LO MONACO) ; *Tineola biselliella* (TITSCHACK) ; *Sarcophaga saraceniae* et *Lucilia sericata* (HERMS) ; *Drosophila melanogaster* (ALPATOV) ; *Dytiscus marginalis* (BOUNOURE, BLUNCK) ; *Dixippus morosus* (TITSCHACK) ; *Nannothermis bella* et *Anax junius* (CALVERT).

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

I. — Croissance de *Dixippus Morosus*

La croissance normale du *Dixippus morosus* Br. et R. a déjà été étudiée à plusieurs reprises, en particulier par TITSCHACK et par EIDMANN. J'ai confirmé et précisé sur divers points les données antérieures et j'ai, en outre, analysé quelques facteurs de la croissance en faisant varier les conditions des élevages.

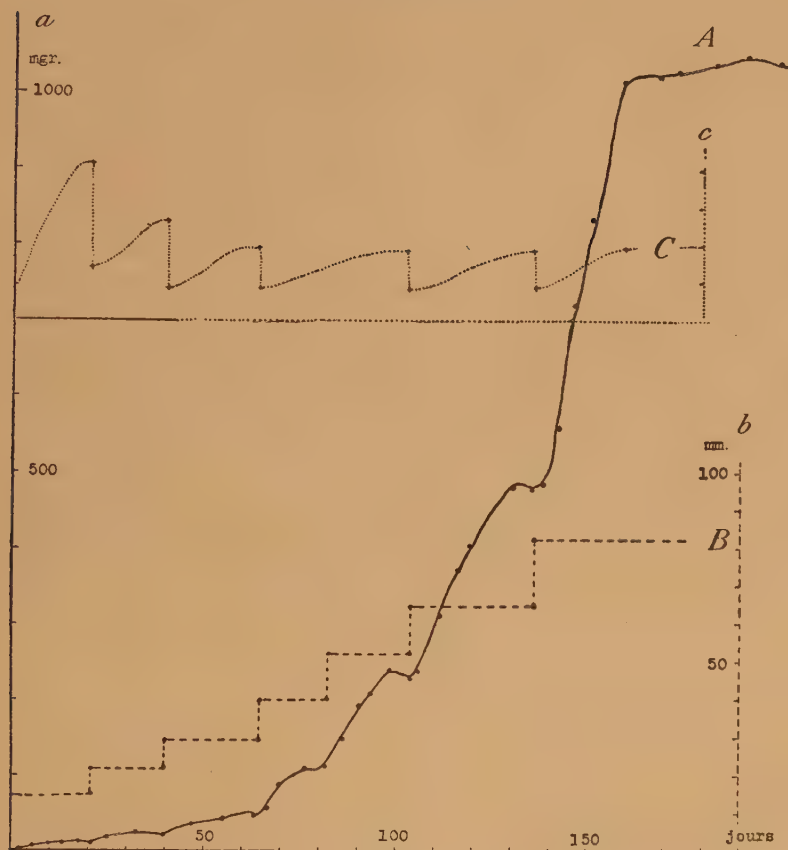
Le graphique 1 donne la courbe de croissance linéaire et la courbe de croissance pondérale d'un individu nourri abondamment de feuilles de lierre et laissé à la température du laboratoire. Tous les individus élevés dans les mêmes conditions se comportent à peu de chose près de la même façon.

La croissance en longueur obéit à des règles parfaitement définies et très simples. A chaque mue, la longueur augmente brusquement, tandis qu'entre deux mues ne s'observe aucun accroissement. Le Dixippe, par sa taille, sa forme et la facilité avec laquelle il présente le phénomène de l'immobilisation réflexe, se prête particulièrement bien aux mesures linéaires et l'on peut constater sans difficulté que ce qui est vrai de la longueur totale, ne l'est pas moins de la longueur, de la largeur ou de l'épaisseur des divers segments du corps. Le poids peut doubler dans l'intervalle de deux mues sans que change la longueur ou la largeur de tel segment ou de tel appendice. Au contraire, à chaque mue, alors que la croissance pondérale s'est arrêtée, les dimensions linéaires des divers segments et appendices augmentent brusquement d'une fraction importante, généralement de l'ordre de 40 pour 100 pour la première mue, de 30 pour 100 pour la deuxième et de 25 pour 100 pour les suivantes. Il me paraît tout à fait inutile de donner ici le résultat des très nombreuses mensurations que j'ai pratiquées au cours de mes élevages et qui ne font qu'exprimer sous forme numérique les affirmations qui précèdent. Citons seulement le cas d'une larve qui mesurait 53 millimètres avant la cinquième mue, 64 millimètres après celle-ci, longueur qu'elle avait encore un peu avant la sixième mue, après laquelle elle mesurait 77 millimètres, cependant que le poids, passant de 260 à 235 milligrammes au moment de la cinquième mue, atteignait 440 milligrammes deux jours avant la sixième mue pour retomber à 360 milligrammes après elle.

La croissance pondérale suit une courbe toute différente. Plus variable que la croissance linéaire, selon les individus et selon les circonstances, elle

présente néanmoins, dans tous les développements normaux, des caractères assez constants auxquels nous venons de faire allusion. D'une mue à la suivante, le poids augmente beaucoup ; sans vouloir donner de chiffres

GRAPHIQUE 1

Croissance de *Dixippus morosus*

A—— poids en fonction du temps ; B----- longueur en fonction du temps ;
C. densité en fonction du temps. Courbes individuelles.

trop précis à cet égard, on peut indiquer que, fréquemment, le poids d'une larve à la fin d'un stade larvaire est le double de ce qu'il était au début de celui-ci. Cependant, entre l'éclosion et la première mue, le poids quadruple le plus souvent. Quelque temps avant la mue, le Dixippe ayant cessé de se nourrir voit son poids diminuer quelque peu. La mue même lui fait

perdre une petite quantité de chitine et ce n'est que quelques heures plus tard, alors qu'il a encore perdu quelques centièmes de son poids, qu'il recommencera à croître. En gros, on peut admettre que dans la région moyenne de l'intervalle de deux mues, la courbe de croissance pondérale a une allure parabolique ou exponentielle. A la dernière mue ou mue imaginale, alors que les dimensions linéaires ont atteint leur valeur définitive, le poids est encore moins de la moitié de ce qu'il sera un peu plus tard. Aussi la croissance repart-elle bientôt avec une intensité comparable à celle qui se manifeste aux stades précédents. Une croissance plus lente, correspondant à une augmentation de poids beaucoup moindre, marque la fin de la croissance proprement dite et la préparation à la ponte.

On voit que, chez le Dixippe, la croissance pondérale et la croissance linéaire ne se ressemblent en rien. Le poids de la larve et son volume augmentent alternativement, un accroissement de l'un correspondant à un état stationnaire de l'autre. La densité moyenne du corps de la larve, quotient de son poids par son volume, qu'on peut déterminer à un facteur constant près en divisant le poids de la larve par le cube de sa longueur, présente sa valeur maximum immédiatement avant la mue, tombe à une valeur minimum aussitôt après la mue et croît ensuite pour atteindre un nouveau maximum avant la mue suivante. Comme à chaque mue le poids double approximativement, et que le volume double également à peu près, les maxima successifs sont en principe identiques et égaux au double des valeurs minima. Il est cependant facile de voir par ce qui a été dit plus haut, que les deux premiers stades doivent faire exception. Voici les chiffres relatifs à un individu normal ; le premier minimum se rapporte à la larve venant d'éclore, et le dernier maximum à l'adulte pris au moment où cesse la période de croissance rapide :

Minima.....	96	140	85	84	85	87	84
Maxima.....	410	260	185	180	185	175	190

La concordance avec les prévisions est, on le voit, assez satisfaisante.

Les faits que nous venons de décrire sont en suffisant accord avec les données de mes prédécesseurs, relatives à la même espèce. La différence principale, explicable par les différences de conditions des élevages, est dans le taux de l'accroissement en longueur qui se produit à chaque mue. Ce taux, qui dans mes élevages s'est montré voisin de 1,25, est égal à 1,32 pour TITSCHACK, à 1,30 pour EIDMANN, à 1,36 pour PODIAPOLSKI.

Nos conclusions sont également en bon accord avec celles que PRZIBRAM et MÉGUSAR ont tiré de leur étude de *Sphodromantis bioculata*.

ZABINSKI a étudié de façon plus sommaire la croissance pondérale d'un troisième Orthoptère, *Blatta orientalis*. Les courbes qu'il a construites ne diffèrent en rien d'essentiel de celles que nous avons données pour *Dixippus morosus*. Notons cependant que chez le mâle, la croissance s'arrête brusquement à la mue imaginale et que chez la femelle, la croissance rapide qui suit cette mue fait place à une brusque chute de poids au moment de la ponte. Les *Sphodromantis* et probablement les Blattes n'ont pas un nombre de mues rigoureusement déterminé. Les Dixippes eux-mêmes, qui n'ont d'ordinaire que six mues, peuvent en présenter parfois une septième (MAC-BRIDE et JACKSON). Mais je n'ai pas eu l'occasion d'observer ce phénomène.

La croissance pondérale et la croissance linéaire des Dixippes obéissent, nous venons de le voir, à des lois très différentes. Il convient d'examiner maintenant comment se comportent, l'un par rapport à l'autre, ces deux aspects d'un même phénomène. Nous avons vu que la densité moyenne du corps reprenait à chaque mue une même valeur maximum et une même valeur minimum, caractéristiques d'un développement normal poursuivi dans des conditions déterminées. Nous pouvons essayer, en faisant varier les conditions d'élevage, de modifier la marche de la croissance. Si un lien strict de causalité unit la croissance pondérale à la croissance linéaire, nous devons retrouver, malgré les perturbations apportées à l'une et à l'autre, les mêmes valeurs caractéristiques du maximum et du minimum. Nous allons voir qu'il n'en est rien.

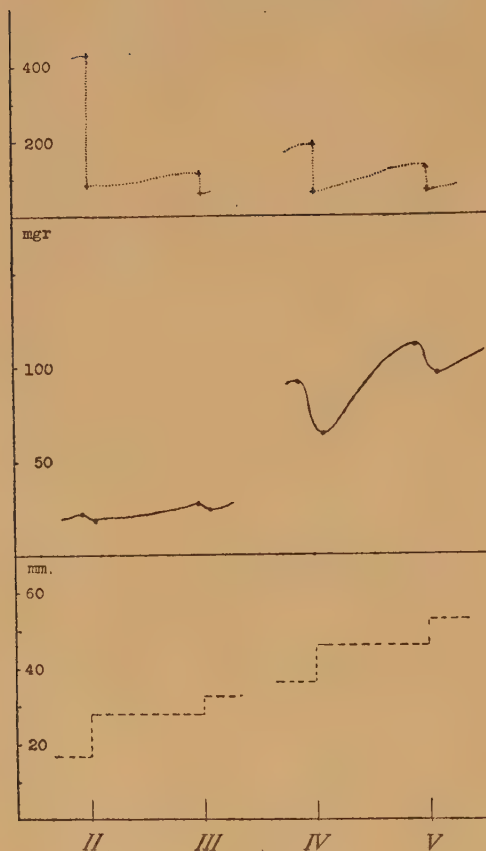
Le graphique 2 porte des fragments des courbes de croissance pondérale et linéaire de deux larves nourries parcimonieusement de feuilles de lierre à demi desséchées. On voit que, dans ces conditions défavorables, l'accroissement en longueur et l'accroissement en poids sont moindres que dans un développement normal. Mais on voit aussi que ces deux accroissements sont inégalement perturbés. La mue s'est produite alors que le poids de l'animal n'avait presque pas augmenté depuis la mue précédente. Malgré cela, lors de cette nouvelle mue, la longueur de l'animal, comme celle de ses différents segments et appendices, a augmenté dans une proportion qui, pour être inférieure au taux d'accroissement normal, n'en est pas moins fort notable. Je donne les chiffres correspondant à ces deux cas :

Une larve pesant 93 milligrammes et mesurant 36,5 millimètres avant la quatrième mue, pesait 63,5 milligrammes et mesurait 46 millimètres après celle-ci. Son poids atteignait 116 milligrammes avant la cinquième mue, après laquelle il s'abaissait à 99 milligrammes, tandis que la longueur devenait 53 millimètres. Les densités maxima et minima successives étaient alors 195 ; 66 ; 121 ; 67. Les trois derniers chiffres sont inférieurs d'un quart

à la normale, mais les deux minima sont à peu près égaux l'un et l'autre à la moitié du maximum intermédiaire. Quelque chose des règles normales de la croissance est donc conservé ici.

Une larve pesant 21 milligrammes et mesurant 17 millimètres avant la

GRAPHIQUE 2



En particulier, il serait intéressant d'obtenir un animal qui, pesant à la fin d'un stade larvaire beaucoup plus qu'il ne le devrait normalement, n'atteindrait à la mue qu'une longueur peu supérieure à la moyenne. Je n'ai pas rencontré de cas de ce genre dans mes élevages, mais il est vraisemblable qu'on en pourrait obtenir. En tous cas, parmi les nombreuses données de PRZIBRAM et MÉGUSAR relatives à *Sphodromantis bioculata*, dont je parlais tout à l'heure, il s'en trouve qui montrent qu'un individu, présentant lors d'une mue un poids double de la normale, peut n'accroître sa longueur que dans les proportions habituelles. D'autres individus se comportent, par contre, exactement comme les *Dixippes* que nous venons d'étudier.

Il semble donc que la croissance linéaire et la croissance pondérale, qui évidemment ne peuvent être complètement indépendantes, présentent cependant deux déterminismes distincts. Généralement accordés, ils peuvent, dans certaines circonstances, agir indépendamment l'un de l'autre. L'étude que nous ferons un peu plus loin de la croissance d'un Insecte tout différent, le *Tenebrio molitor* L., nous conduira aux mêmes conclusions. Nous les examinerons un peu plus en détail à ce moment.

II. — Croissance de *Galleria mellonella*

J'ai étudié en second lieu la croissance d'un Lépidoptère, *Galleria mellonella* L., et cet Insecte à métamorphose, dont la larve très molle a une cuticule extensible, s'oppose complètement au *Dixippus morosus*, Insecte sans métamorphose, à téguments rigides. Aussi la marche de la croissance des deux espèces est-elle fort différente.

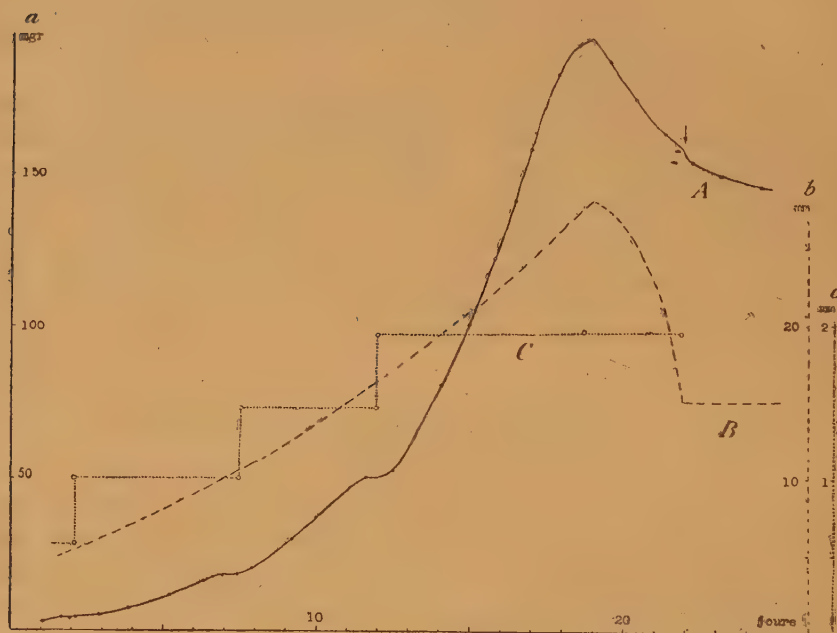
Il est difficile de mesurer avec exactitude les dimensions des chenilles de *Galleria*, dont la longueur présente, avec l'activité de l'animal, des variations incessantes. Avec un peu d'habitude, on peut obtenir des chiffres comparables d'une mesure à l'autre, mais qui restent néanmoins assez incertains. Une courbe de croissance en longueur de cette espèce a déjà été publiée par TCHANG YUNG-TAÏ. Elle montre un accroissement continu de la longueur, aucun accident ne marquant l'emplacement des mues. Mes mesures personnelles, concordantes avec les précédentes, montrent cependant assez souvent un léger accroissement au moment de la mue, mais il s'agit d'écarts qui ne dépassent guère les limites des erreurs des mesures, et auxquels il est prudent de ne pas attacher trop d'importance.

Sur le graphique 3 ont été portées une courbe de croissance pondérale, une courbe de croissance linéaire imitée de TCHANG YUNG-TAÏ, et une

courbe de croissance de la largeur de la capsule crânienne, qui ne correspondent d'ailleurs qu'à la fin de la croissance. Les animaux, nourris comme à l'ordinaire de vieux rayons de cire, étaient placés dans une étuve réglée à 32°.

La courbe pondérale s'élève rapidement jusqu'à un point anguleux à partir duquel elle s'abaisse assez brusquement au moment où la larve

GRAPHIQUE 3

Croissance de *Galleria mellonella*

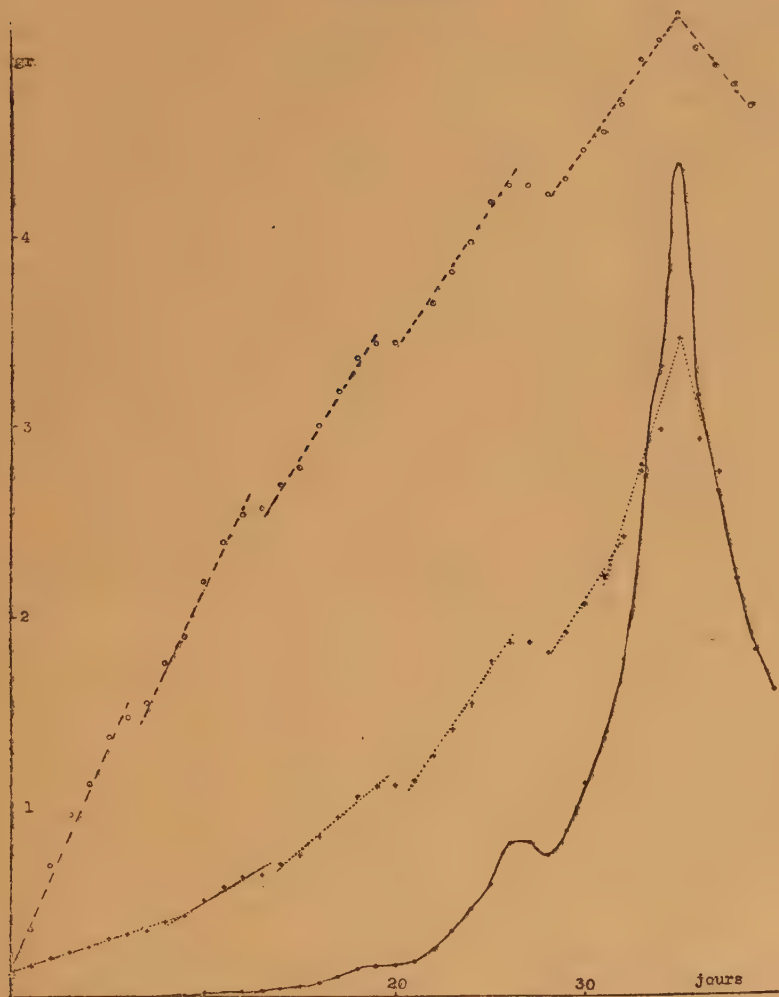
A ——— poids en fonction du temps ; B - - - - longueur en fonction du temps ; C largeur de la tête en fonction du temps. Courbes individuelles.

commence à filer son cocon. Des accidents, arrêt de croissance et légère diminution de poids, traduisent sur le graphique l'emplacement des mues. La courbe de croissance linéaire se comporte à peu près de la même façon que la courbe de croissance pondérale, à cela près que l'accroissement journalier est moins considérable et que les accidents correspondant aux mues, ont, s'ils existent comme il est probable, échappé aux mesures. Une même mue peut, selon les individus et les circonstances, intervenir chez des larves des poids assez différents et la métamorphose peut se déclencher chez de

larves de poids très variable. Ce phénomène est trop connu pour qu'il soit utile d'y insister (1).

On voit combien une telle croissance s'oppose à celle du *Dixippe*. Les différences des courbes pondérales sont déjà assez grandes. Chez

GRAPHIQUE 4

Croissance de *Bombyx mori*

Chiffres d'après LUCIANI et Lo MONACO ; ——— poids en fonction du temps ; - - - - - logarithme du poids en fonction du temps ; racine cubique du poids en fonction du temps.

(1) Voir en particulier Tchang Yung-Tai (1928).

le Dixippe, le poids continue à croître après la dernière mue; chez la *Galleria*, il atteint son maximum pendant le dernier stade larvaire et, à partir de ce moment, ne cesse de diminuer. Si l'on examine maintenant la courbe de croissance pondérale dans le détail, on constate au contraire que, dans les deux espèces, les accidents qui correspondent aux mues sont tout à fait comparables, et qu'entre deux mues successives, les courbes ont une forme assez semblable.

Les croissances linéaires des deux espèces diffèrent au contraire complètement; le tégument de la deuxième est suffisamment extensible pour que le volume puisse s'accroître à peu près parallèlement au poids et que la densité moyenne reste sensiblement constante. Il y a entre ce cas et celui du Dixippe, une opposition radicale qu'explique amplement la nature du squelette des deux espèces comparées.

Il existe cependant, chez les larves d'Insectes dont les téguments sont les plus mous, des pièces chitineuses très rigides et, par conséquent, inextensibles. C'est le cas des pièces buccales et aussi, chez les Chenilles, de la capsule cranienne. On peut s'attendre à retrouver dans la croissance de ces portions du squelette, des discontinuités semblables à celles que l'on observe pour les dimensions du corps tout entier chez les Insectes à téguments rigides. C'est, en effet, ce que montre la troisième courbe du graphique 3, qui, au taux de croissance près, est tout à fait semblable à celle que nous avons donnée pour la croissance en longueur du Dixippe.

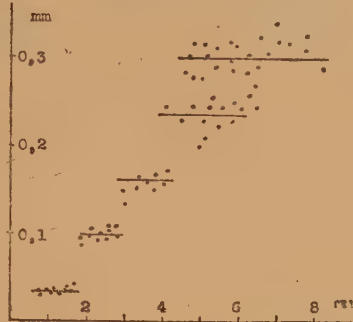
Des courbes de croissance semblables à celles de *Galleria* ont déjà été rencontrées fréquemment. La plus connue est la courbe de croissance pondérale du Ver à soie qui a été étudiée à maintes reprises. Les chiffres les plus classiques sont ceux de LUCIANI et LO MONACO, qui représentent probablement, étant donnés le nombre d'individus étudiés et la régularité particulière du développement de cette espèce, les valeurs numériques les plus sûres que l'on possède sur la croissance des Insectes. J'ai cru utile à ce titre de les reproduire sur le graphique 4 où, pour des raisons que justifiera la suite de ce travail, j'ai exprimé en fonction du temps non seulement le poids, mais aussi sa racine cubique et son logarithme. La courbe poids-temps, plus régulière que la courbe individuelle que nous venons de donner pour une *Galleria*, lui est cependant semblable en ce qu'elle a d'essentiel.

Les recherches récentes d'ALPATOV, relatives à la croissance en longueur de *Drosophila melanogaster*, nous fournissent également un terme de comparaison fort intéressant. La larve de *Drosophile* accroît constamment sa longueur pendant les deux semaines que dure son évolution, mais avant chacune des deux mues qu'elle présente, sa croissance marque un léger temps d'arrêt, pour repartir très rapidement une fois la mue passée. Les pièces buccales, par contre, ne s'accroissent que de façon discontinue.

J'ai observé des faits exactement superposables à ceux qu'a décrits ALPATOV, en étudiant la croissance de la larve d'un autre Diptère, *Chaoborus crystallinus* (*Corethra plumicornis*), dont la morphologie précise se prête bien aux mensurations. N'ayant pas suivi la croissance en fonction du temps, je donnerai simplement ici le graphique 5, où j'ai porté en fonction de la longueur totale, qui varie de façon sensiblement continue (1), la longueur de l'antenne. On voit que celle-ci a une croissance discontinue.

Lorsque nous étudierons la croissance des Insectes aquatiques, nous aurons l'occasion de citer d'autres exemples d'Insectes, dont la larve peut augmenter ses dimensions dans l'intervalle de deux mues.

GRAPHIQUE 5



Croissance de *Chaoborus crystallinus*

Longueur de l'antenne en fonction de la longueur totale.

III. — Croissance de *Tenebrio Molitor*

a) CROISSANCE INDIVIDUELLE

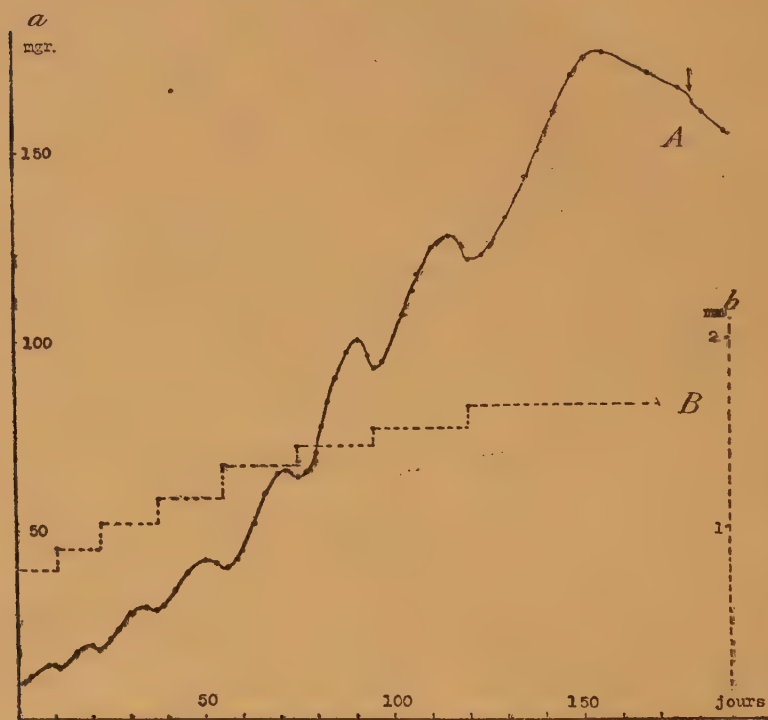
J'ai étudié avec une attention toute particulière la croissance des larves de *Tenebrio*, dont j'ai suivi individuellement plusieurs centaines pendant des semaines et des mois. Pour aucune d'entre elles cependant, mes données ne s'étendent sur la totalité de la vie larvaire, et dans tout ce qui suit je ne m'occuperai guère que de la fin de la croissance. La détermination du poids d'une larve est facile et sûre, l'accroissement étant très lent et la quantité de nourriture absorbée quotidiennement relativement faible. Par contre, les mesures de longueur, bien que plus exactes que celles que l'on peut faire sur les chenilles de *Galleria*, m'ont paru trop imprécises pour pouvoir être retenues ici. Mais j'ai pu mesurer très exactement sur les exuvies les dimensions de la capsule cranienne qui nous apportent, on le verra, des renseignements intéressants.

Examinons d'abord la croissance normale. Les larves, placées à la température du laboratoire ou plus fréquemment à 26 ou 27°, température qui

(1) Ou plus exactement de la distance séparant les deux flotteurs qui m'a paru d'une mesure plus commode.

leur est particulièrement favorable, étaient nourries d'un mélange de farine de froment et de son, qui leur assure un développement normal. Un régime plus complet, comportant une part de déchets animaux, est peut-être préférable, mais son emploi, moins commode, ne m'a pas paru indispensable. La courbe pondérale du graphique 6 montre une partie ascen-

GRAPHIQUE 6

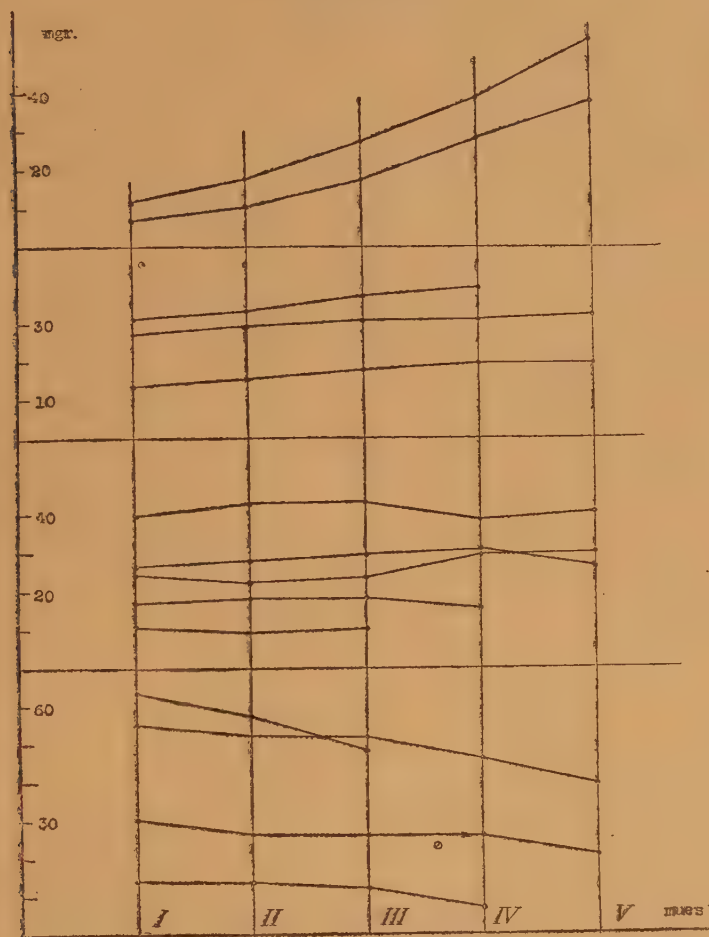
Croissance individuelle de *Tenebrio molitor*

A ——— poids en fonction du temps ; B - - - - - écartement des antennes en fonction du temps.

dante fortement ondulée à laquelle fait suite une sorte de plateau irrégulier qui descend lentement dans les jours qui précèdent la métamorphose et dont la chute s'accélère, sans devenir très rapide, à partir du début de la nymphe. Une nouvelle chute marque l'éclosion de l'imago et les premiers temps de la vie imaginale. Chacune des ondulations de la branche ascendante de la courbe correspond à l'intervalle de deux mues, la mue étant marquée par une chute de poids qui débute deux ou trois jours avant elle, et se continue encore un ou deux jours après elle. La croissance repart ensuite, s'accélère pendant quelques jours, mais se ralentit bientôt à l'approche

de la mue suivante. Les mues dans cette espèce étant nombreuses, et chacune d'elles ayant sur la croissance pondérale une répercussion de longue durée, il en résulte que le taux moyen de la croissance est de beaucoup

GRAPHIQUE 7

Croissance anormale de *Tenebrio molitor*

Courbes montrant la variation du poids des larves de *Tenebrio* d'une mue à la suivante, selon les conditions alimentaires. Les deux premières courbes à partir du haut sont relatives à des individus normaux. I à V, mues successives.

inférieur au taux maximum qui s'observe dans l'intervalle de deux mues. D'une mue à la suivante, l'accroissement de poids, très variable suivant les circonstances, est toujours assez faible. Il se peut qu'avec un autre régime, et surtout avec des larves plus jeunes, on puisse observer

des taux plus élevés ; mais pour les animaux pesant plus de 15 ou 20 milligrammes, placés au régime indiqué et nourris abondamment, le taux de croissance est d'ordinaire compris entre 40 et 60 pour 100. D'autre part, des animaux élevés dans des conditions exactement semblables peuvent muer à des poids assez différents et présenter d'une mue à l'autre des accroissements assez inégaux. On comprend, dès lors, qu'une courbe moyenne de croissance telle que celle que nous étudierons plus loin, soit très différente d'aspect de la courbe individuelle que nous venons de donner.

Les caractères du *Tenebrio* que nous venons d'indiquer : fréquence élevée des mues, accroissement médiocre de poids dans l'intervalle de deux mues, expliquent que la croissance de cette espèce puisse être influencée fortement par les conditions nutritives.

Des larves nourries du même mélange de farine et de son que précédemment, mais auxquelles la quantité de nourriture est plus mesurée, continuent à muer, mais s'accroissent beaucoup moins dans l'intervalle de deux mues que les animaux témoins nourris plus abondamment. Pour exprimer ce résultat et ceux que nous allons donner maintenant, j'ai construit le graphique 7 où le nombre de mues à partir de l'origine de l'expérience est porté en abscisse, tandis qu'en ordonnée est porté, à partir d'un zéro variable selon l'animal, le poids de la larve la mue achevée. Pour un animal nourri abondamment, la courbe ainsi obtenue est, d'après ce que nous avons dit plus haut, voisine d'un arc d'exponentielle. Les courbes correspondantes relatives à des animaux médiocrement nourris ont une forme variable, mais croissent, dans l'ensemble, moins vite que la précédente.

Si l'on réduit beaucoup la quantité d'aliments donnée aux larves, on peut les conserver pendant plus de huit mois à la température du laboratoire, sans qu'elles augmentent de poids, cependant qu'elles continuent à muer à des intervalles variant entre deux et quatre ou cinq semaines. J'ai figuré sur le graphique 7 les courbes relatives à quatorze individus où l'on peut distinguer des cas assez variés qui tiennent soit à des différences individuelles, soit bien plutôt au fait qu'on ne peut pas doser exactement la quantité de nourriture qui assure une exacte constance du poids. Tantôt le poids diminue constamment, comme dans les exemples suivants, où les poids, lors des mues successives, sont :

30,3	26,5	26,4	25,3	20,6	20,3	mgr.
55,2	52,7	51,6	45,8	39,0		
14,6	14,1	12,3	7,0			
63,4	57,8	47,8				

Parfois les périodes de diminution et d'augmentation se succèdent, comme dans les cas suivants :

26,2	27,2	29,1	30,6	26,6	mgr.	
24,6	22,9	23,8	29,3	30,0		
28,9	29,5	27,5	22,0	26,5		
17,0	18,7	18,5	15,8	25,4		
10,4	9,5	10,1				

Parfois, enfin, une nourriture un peu plus abondante permet aux larves de continuer à croître avec une extrême lenteur :

13,7	15,6	17,5	19,2	19,4	mgr.	
27,2	29,1	30,6	31,0	32,1		
31,5	33,4	37,2	39,1			

On voit que toutes les modalités sont possibles.

Si l'on remet ces larves à croissance ralentie dans des conditions plus favorables, on les voit le plus souvent recommencer à croître de façon presque normale. Cependant, si la perte de poids a été trop forte, les larves, qui ne s'alimentaient presque plus, meurent, quelque soin qu'on en prenne.

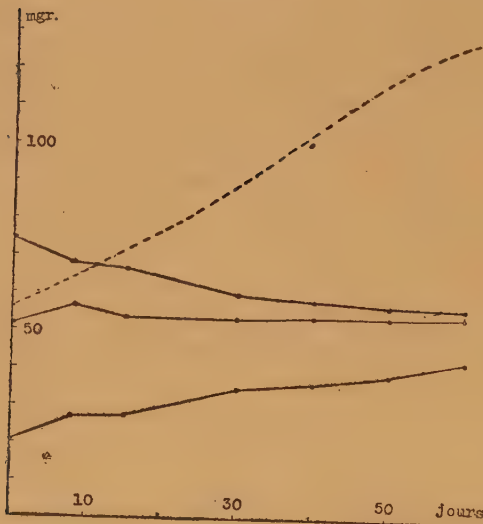
Enfin, si l'on isole des larves sans leur donner aucun aliment, il arrive qu'elles muent une fois, généralement peu de temps après le début de l'expérience. Mais le plus souvent, bien que la survie puisse atteindre et dépasser six mois, elles meurent sans avoir mué.

Un deuxième procédé nous permet d'arrêter la croissance sans supprimer la mue, qui toutefois diminue beaucoup de fréquence. Des larves placées à une température supérieure de quelques degrés à l'optimum, voient leur croissance fortement modifiée (graphique 8). L'expérience suivante, faite non plus sur des individus isolés, mais sur des lots homogènes d'une vingtaine d'individus, le montre nettement. Trois lots de larves pesant en moyenne respectivement : 20,8 ; 52,1 ; et 73,4 milligrammes sont placés dans une étuve réglée à 32-34°. Huit jours plus tard, les poids sont : 26,8 ; 56,6 et 69,5 milligrammes ; ils sont le quinzième jour : 27,0 ; 54,2 et 67,2 milligrammes. Au bout d'un mois, les larves pèsent 35,0 ; 54,3 et 60,7 milligrammes ; de deux mois : 42,0 ; 55,1 et 56,4 milligrammes. Quelques jours plus tard, plusieurs larves des deux derniers lots sont mortes et l'expérience est interrompue. Des larves témoins placées à 28°, qui au moment où commence l'expérience pesaient 58 milligrammes, en pesaient 125 et se

métamorphosaient au moment où elle s'achevait. On voit que vers 32-34°, alors que les larves pesant environ 55 milligrammes ne croissent ni ne décroissent, celles qui pèsent un poids moindre peuvent croître lentement et celles qui sont plus volumineuses diminuent constamment de poids.

Ces constatations illustrent d'une façon particulièrement frappante

GRAPHIQUE 8



Croissance anormale de *Tenebrio molitor*

— Courbes de croissance de trois lots homogènes placés à une température (32°) supérieure à l'optimum ; ---- lot témoin placé à 27°. Courbes moyennes.

progressif de l'optimum thermique et des diverses températures critiques, qui explique l'expérience dont nous avons donné les résultats tout à l'heure. Je n'insisterai pas plus longuement sur ces faits qui ne rentrent pas directement dans le cadre de ce travail, et signalerai seulement leur curieuse ressemblance avec ceux qu'a décrits ABELOOS chez des Planaires (1929).

Revenons maintenant aux expériences où le facteur d'arrêt de la croissance est une inanition partielle. Il serait intéressant de voir comment se comportent les dimensions linéaires de la larve, tandis que son poids reste stationnaire ou diminue. Les seules mesures précises qui m'aient paru faisables portent, non pas sur la larve même, mais sur son exuvie. Sur celle-ci, la trace des antennes se marque par deux orifices parfaitement

un phénomène que nous aurons à invoquer dans notre dernier chapitre et qui semble être assez général, au moins chez les Insectes. Plusieurs auteurs ont constaté, chez diverses espèces, que l'optimum thermique des larves jeunes était plus élevé que celui des larves plus âgées. ARENDSSEN HEIM en particulier, a signalé que pour obtenir le cycle du *Tenebrio* dans le minimum de temps possible, il fallait placer les jeunes larves à 30°, et les larves plus âgées à 27°. Un accident de réglage d'étuve m'a permis d'autre part de constater qu'une température mortelle pour les larves de *Galleria* pesant plus de 10 milligrammes, était parfaitement supportée par les larves de taille plus faible. C'est évidemment cet abaissement

circulaires, dont on peut mesurer avec exactitude l'écartement d'axe en axe. On remarquera que cette longueur caractérise les dimensions qu'a prises la larve à la mue précédant celle où l'on a recueilli l'exuvie, et que le poids qui doit intervenir dans les comparaisons est celui que la larve pesait à ce moment.

Dans une croissance normale, les dimensions linéaires augmentent à chaque mue de 15 pour 100 en moyenne, ce qui correspond bien à l'accroissement pondéral moyen qui s'observe d'une mue à l'autre. Lorsque la croissance pondérale est ralentie par le jeûne, l'intensité de la croissance linéaire diminue également tout en restant le plus souvent un peu plus forte que ne le voudrait une stricte proportionnalité de l'accroissement en volume et de l'accroissement en poids. Si le poids reste tout à fait stationnaire, les dimensions linéaires ne s'accroissent plus qu'à peine d'une mue à l'autre; il peut même arriver que deux exuvies successives soient identiques. Nous savons enfin que le poids d'une larve peut diminuer constamment; dans ce cas, les dimensions linéaires des exuvies ne diminuent pas parallèlement, mais restent à très peu près constantes, à moins encore qu'elles n'augmentent très légèrement.

Il y a donc un désaccord entre la croissance en volume et la croissance en poids chez les larves insuffisamment nourries. La croissance du squelette peut se poursuivre, tandis que celle du reste du corps est arrêtée, et, lorsque les conditions défavorables introduisent dans la vie larvaire une longue période de décroissance du poids, le squelette peut cesser de croître, mais ne décroît qu'insensiblement. Les larves soumises à l'inanition partielle sont donc toujours plus grandes qu'elles ne le devraient d'après leur poids; dans certains cas, les pièces chitineuses du squelette ont des dimensions de 20 pour 100 supérieures à celles auxquelles on pourrait s'attendre. Quelques chiffres, pris parmi beaucoup d'autres, préciseront les faits que nous venons d'énoncer. Je donne ci-dessous, pour quelques larves, le poids en milligrammes au moment de deux ou trois mues successives et, entre parenthèses, la largeur de la tête telle que nous l'avons définie tout à l'heure, c'est-à-dire une longueur mesurée en millimètres sur l'exuvie abandonnée à la mue suivante. D'abord, quelques exemples de croissance normale : 12 (0,75) ; 18,5 (0,90) ; 28,2 (1,01) ; 42,3 (1,10), ou 15 (0,8) ; 23,5 (0,94) ; 33,2 (1,02) ; 49,7 (1,16); ou enfin 35,5 (1,07) ; 54,1 (1,15) ; 76 (1,28) ; 108 (1,45). Parmi les larves dont le poids reste à peu près stationnaire ou décroît constamment, citons : 40,0 (1,05) ; 37,6 (1,1) ; 29,0 (1,18) ou 13,6 (0,97) ; 12,3 (0,97) ; 11,1 (0,93), ou enfin 25,4 (1,06) ; 25,4 (1,09) ; 21,2 (1,07).

Lorsqu'on soumet à l'inanition, complète ou partielle, des larves déjà assez volumineuses, pesant par exemple plus de 80 ou 100 milligrammes,

on les voit, après un temps très variable, atteignant parfois plusieurs mois, se métamorphoser. C'est là un fait bien connu, observé sur quantité d'espèces et auquel il n'y a pas lieu de s'attarder. Il convient cependant de remarquer que certaines de ces larves de *Tenebrio* qui se métamorphosent, alors que leur poids est très inférieur à la normale, auraient, si on leur avait donné une nourriture suffisante, mué encore une ou deux fois au moins. Ainsi une inanition partielle, qui augmente le nombre des mues au début de la vie larvaire, le diminue à la fin de celle-ci.

J'arrêterai ici l'étude de la croissance de *Tenebrio molitor*. Ses résultats confirment ceux que nous avons acquis par l'étude de *Dixippus morosus*, touchant les relations entre la croissance en longueur et la croissance en poids. Nous retrouvons dans quelques cas la persistance de la croissance linéaire chez des animaux dont la croissance pondérale est arrêtée. Nous voyons, en outre, que l'accroissement en poids et l'accroissement en longueur une fois arrêtés, l'Insecte peut continuer à muer. Nous commenterons un peu plus loin ce phénomène qui n'a encore été observé que rarement, mais qui ne doit pas être exceptionnel et qui existe probablement chez beaucoup de larves résistant à l'inanition et dont le nombre des mues est normalement élevé.

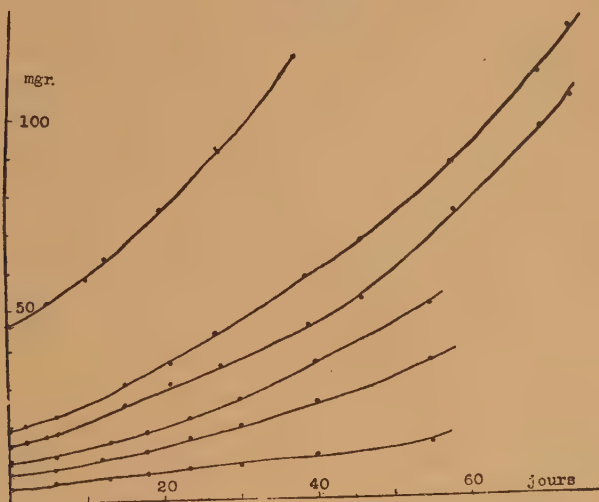
Des expériences semblables en principe à celles que nous avons pratiquées ont été faites sur le même matériel par v. LANGERKEN, qui n'a donné que des indications très vagues et très insuffisantes, et par SINGH PRUTHI, qui a vu que des larves pouvaient muer sans augmenter de poids, mais n'a pas poussé plus loin ses investigations. Nous possédons heureusement des données plus précises et plus complètes, apportées à TITSCHACK par l'étude de la larve d'un Lépidoptère, *Tineola biseliella*, qui, lorsqu'elle est mal nourrie, se comporte exactement comme la larve de *Tenebrio*. TITSCHACK n'ayant pratiqué que des mesures linéaires sur ses animaux, n'a pu dégager, comme nous l'avons fait, les relations entre croissance linéaire et croissance pondérale. Il n'y a cependant aucune raison de penser qu'elles puissent être très différentes pour *Tineola* de ce qu'elles sont pour *Tenebrio*.

b) CROISSANCE MOYENNE

Les deux derniers chapitres de ce travail seront consacrés à l'étude biochimique et énergétique de la croissance ; la plupart des données qui y sont apportées sont relatives à la larve de *Tenebrio molitor*. Il importe donc grandement que nous connaissions, avant d'aborder cette étude, l'allure exacte de la croissance de l'espèce sur laquelle vont porter nos

recherches physiologiques. Nous venons d'en étudier la croissance individuelle, mais la plupart des analyses très variées que nous aurons à faire, demandent qu'on sacrifie un bon nombre de larves de même poids et de même taille, recueillies dans un élevage qui en renferme des centaines ou des milliers. On ne peut évidemment pas songer à suivre la croissance

GRAPHIQUE 9

Croissance moyenne de *Tenebrio molitor*

Courbes de croissance de 6 lots homogènes placés à une température voisine de 27° et nourris d'un mélange de farine et de son.

individuelle de chacune des larves que l'on doit utiliser, et il est nécessaire de déterminer, pour chacune des conditions d'élevage, une courbe de croissance moyenne qui puisse nous donner, au moins de façon approximative, l'âge d'une larve dont on connaît le poids. Des courbes de ce genre ont été construites sur les graphiques 9 à 12.

Comme la vie larvaire du *Tenebrio* est très longue et qu'il eût été difficile de placer un même lot de larves dans des conditions constantes de la naissance à la métamorphose, j'ai déterminé la courbe de croissance par fragments. Dans ce but, des larves de tailles très diverses étaient groupées en lots de poids moyen croissant, renfermant chacun 20 à 100 individus aussi semblables que possible, et placés simultanément en expérience. Des pesées étaient faites tous les quatre ou cinq jours, tant que le poids moyen des larves d'un lot n'avait pas dépassé très largement le poids moyen initial des larves du lot suivant. Le graphique 9 porte quelques-unes des courbes ainsi obtenues. Il n'est pas difficile de raccorder l'une à

L'autre ces courbes élémentaires qui se chevauchent, et le résultat de cette opération figure sur les graphiques 10 à 12.

Les animaux étudiés étaient nourris soit du mélange de farine et de son qui a été leur régime ordinaire dans la plupart de nos élevages, soit de farine pure de froment, soit de farine lactée. Dans le premier cas, les animaux étaient placés dans une étuve à 26-27°, où un récipient rempli d'eau empêchait une trop grande dessiccation de l'air. Dans les deux autres séries, les larves étaient simplement abandonnées à la température du laboratoire ; celle-ci, voisine de 16 ou 17° pour les animaux nourris à la farine pure, oscillait autour de 20° pour les larves nourries de farine lactée. Pendant les quelques semaines que dure chacune des expériences, la croissance des larves placées dans ces diverses conditions est, dans l'ensemble, assez régulière. Cependant, quelles que soient les précautions prises, quelle que soit en particulier l'homogénéité du lot initial, on constate presque toujours au bout de quelque temps des différences de taille très marquées entre des larves semblables à l'origine. Il importe donc, pour cette raison et pour d'autres (1), de ne pas prolonger les expériences au delà d'une certaine limite.

En procédant comme il vient d'être dit, on peut déterminer avec une précision suffisante les courbes moyennes de croissance des larves soumises aux diverses conditions étudiées. On constate immédiatement que ces courbes régulièrement croissantes ne ressemblent en rien à la courbe relative aux mêmes larves de *Tenebrio molitor* qui figure sur le graphique 6 et qui se rapporte à un individu isolé.

Nous avons vu, en effet, que chez le *Tenebrio*, dont ni le nombre, ni la position des mues ne sont fixes, des larves de même poids, provenant d'un même élevage, pouvaient tout aussi bien avoir mué depuis peu, que se préparer à une mue qui n'interviendra qu'une ou deux semaines plus tard. Nous savons aussi que d'une mue à la suivante, l'accroissement de poids, d'ailleurs très variable d'un individu à l'autre, est d'ordinaire assez faible. Dans ces conditions, il est naturel que la courbe moyenne que nous cherchons à déterminer, diffère beaucoup de la courbe individuelle dont nous avons donné précédemment les principales caractéristiques. Pour des Insectes qui, comme le Ver à soie, montrent s'ils sont placés dans des conditions constantes une croissance bien définie, interrompue par des discontinuités dont on peut prévoir approximativement la place, la courbe moyenne a une allure assez semblable à celle de la courbe individuelle.

(1) Il arrive, comme nous le verrons au chapitre consacré à l'énergétique de la croissance, qu'après plusieurs semaines d'un régime trop exclusif, le taux de la croissance diminue dans de fortes proportions pour tous les animaux d'un même lot (Cf., p. 200).

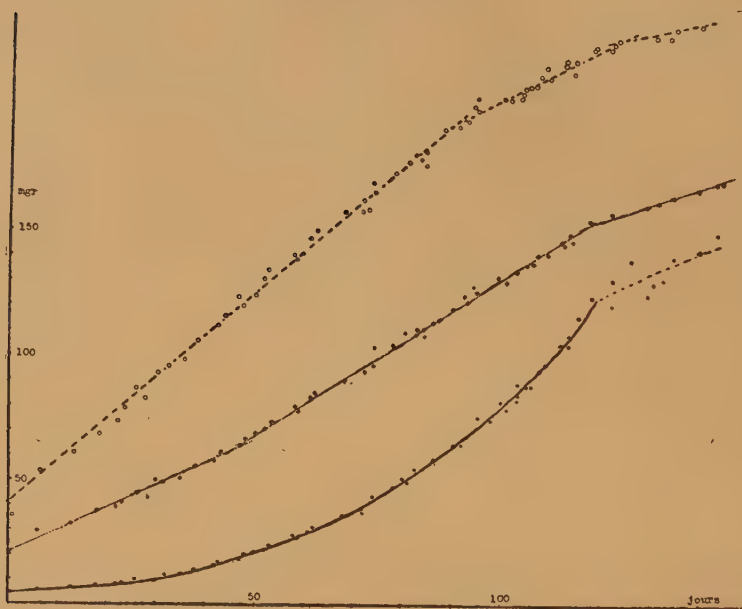
Au contraire, chez le *Tenebrio*, alors qu'une courbe individuelle montre des oscillations nombreuses et très rapprochées, la courbe moyenne que l'on peut déterminer sur une vingtaine d'individus, est régulièrement ascendante. La dispersion des points figuratifs des poids moyens successifs autour de la courbe d'interpolation est telle qu'on pourrait l'attendre d'écarts fortuits de part et d'autre d'une courbe croissant de façon continue. Les mues ne s'y manifestent plus par des changements de pente, et n'ont pas d'autre effet que de diminuer le taux moyen de la croissance, les accidents visibles sur la courbe individuelle étant complètement effacés.

Ainsi, les courbes que nous venons de tracer, qui traduisent très fidèlement la croissance pondérale moyenne des larves d'une même population, ne peuvent nous renseigner en rien sur la croissance individuelle de ces larves. Bien au contraire, la seule chose dont nous soyons certains est qu'aucune des larves ne peut suivre cette loi moyenne, autour de laquelle les courbes individuelles devront osciller sans jamais pouvoir se confondre avec elle. Le poids moyen ne représente pas ici, comme cela a lieu d'ordinaire, une sorte de « poids normal » dont les poids individuels ne s'écartent que pour des raisons fortuites, puisqu'il est dans la nature même des larves de *Tenebrio* de faire alterner des phases d'accroissement et des phases de diminution du poids. La courbe moyenne n'est en somme que l'axe d'une bande assez large dans laquelle reste compris le poids des diverses larves, et dont tous les points peuvent, avec une égale probabilité, représenter le poids d'une larve d'un âge donné. Dans un autre chapitre, à propos d'une tout autre question, nous trouverons un second exemple de valeur moyenne qui n'apprend rien sur les valeurs individuelles. Il s'agit d'ailleurs, dans l'étude de la composition biochimique des *Galleria*, à laquelle je fais ici allusion, d'un phénomène très différent du précédent et d'une indétermination singulièrement plus grave que celle que nous venons de rencontrer. Mais l'exemple que nous avons étudié ici suffirait à lui seul à nous montrer, de façon aussi explicite qu'il est souhaitable, combien en biologie il peut être difficile de raisonner correctement sur des moyennes.

Ces remarques faites, revenons à l'examen de nos courbes moyennes. Une seule des trois courbes que j'ai construites s'étend jusqu'à la métamorphose, c'est celle qui correspond aux animaux soumis au régime mixte farine-son ; la deuxième, qui traduit la croissance d'animaux nourris de farine pure, arrive assez près du moment où ce phénomène doit intervenir ; la troisième, relative à des animaux nourris de farine lactée, ne conduit la larve que jusqu'aux deux tiers du poids maximum qu'elle doit atteindre. Les deux courbes les plus complètes ont à peu près la même forme ; rapidement ascendantes au début de la croissance, elles s'infléchissent ensuite vers l'axe des temps. La troisième correspond à la première partie de

la courbe totale. Cette première moitié de la courbe est mieux définie que la seconde, qu'il est difficile de déterminer autrement que de façon approximative. La métamorphose s'annonce en effet par un arrêt de la croissance de durée très variable, suivi d'une diminution de poids précédant d'une ou deux semaines la nymphose, et, dans un même élevage, des nymphes du

GRAPHIQUE 10

Croissance moyenne de *Tenebrio molitor*

Larves placées à 27° environ, nourries de farine et de son. ——— poids en fonction du temps ; ----- logarithme du poids en fonction du temps ; racine cubique du poids en fonction du temps.

même âge peuvent être de poids fort différents. Dans ces conditions, aux approches de la métamorphose, le poids moyen d'animaux du même âge n'a plus grande signification. Au contraire, tant que le poids n'a pas atteint les deux tiers du poids final, la marche de la croissance est assez régulière pour qu'on puisse tenter une analyse plus précise des courbes que nous venons de construire.

Des trois séries d'animaux étudiées, la troisième, placée à 20° et nourrie de farine lactée, a présenté la croissance la plus régulière. Entre 3 et 90 milligrammes, limites de l'intervalle étudié, le poids double à peu près exactement tous les mois, sauf peut-être vers la fin de cette période, où le taux de la croissance diminue légèrement. On peut donc représenter le segment

de la courbe de croissance que nous connaissons, par un arc d'exponentielle, le logarithme du poids étant une fonction linéaire du temps.

On retrouve sur chacune des deux autres courbes, avec une précision un peu moindre, un arc semblable au précédent. Pour les animaux placés à 26-27° et nourris d'un mélange de farine et de son, en un mois le poids initial est multiplié en moyenne par 2,5 ; pour ceux que l'on nourrit de farine pure et qui vivent à 16-17°, le poids initial n'est multiplié chaque mois que par 1,3 environ. Lorsque le poids des larves atteint 70 ou 80 milligrammes l'allure de la croissance change. En un mois, le poids n'augmente plus, pour les animaux soumis au régime mixte, que d'environ 60 pour 100, et de moins de 15 pour 100 pour les animaux nourris de farine pure, ce dernier chiffre étant donné à titre de simple indication. Vers 130 milligrammes pour les animaux de la première série et 150 pour ceux de la deuxième, la métamorphose approchant, la croissance se ralentit encore, et la courbe devient si imprécise que nous n'en tenterons pas l'analyse. Remarquons enfin que deux de nos courbes débutent lorsque les larves pèsent 3 milligrammes et que la troisième commence seulement au moment où les larves pèsent 9 milligrammes. Les larves à l'éclosion pesant aux environs de 0,5 milligramme, une assez longue étape de croissance reste donc encore à étudier. Quelques déterminations faites sur des animaux pesant aux environs de 1 milligramme, m'ont montré qu'au début de la vie larvaire, le taux de la croissance était beaucoup plus élevé qu'il ne l'est un peu plus tard.

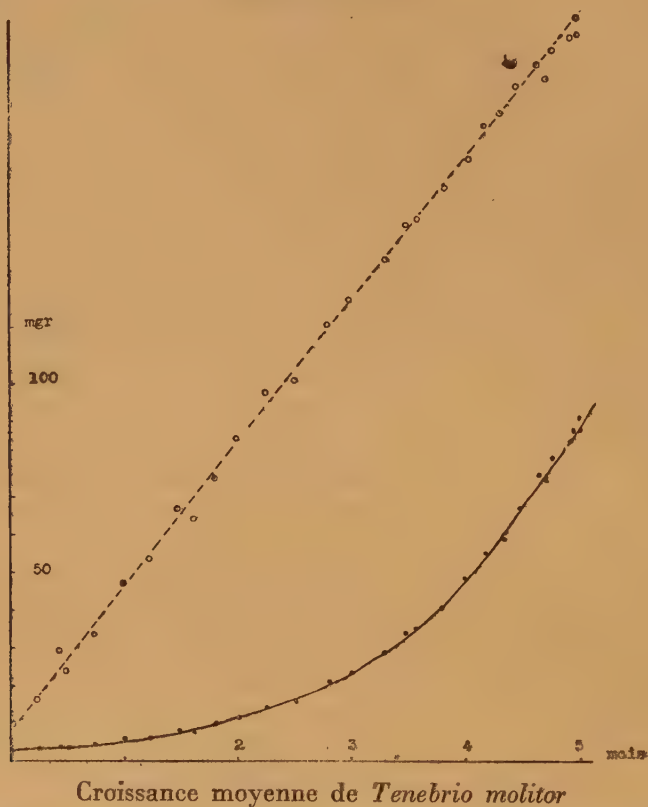
Sur le graphique 10, les croissances que nous venons d'étudier ont été traduites de trois façons différentes, le poids, son logarithme et sa racine cubique étant successivement portés en fonction du temps. La courbe logarithmique se décompose en une succession de segments de droites, chacun d'eux correspondant à une des périodes à taux de croissance constant dont nous avons parlé tout à l'heure. La courbe racine cubique du poids-temps, que j'ai construite ici pour des raisons qui apparaîtront dans la suite de ce travail, se décompose de la même façon en segments rectilignes, et, bien qu'incompatible avec la précédente, traduit aussi bien qu'elle les résultats expérimentaux (1).

La racine cubique du poids ou longueur théorique est très sensiblement proportionnelle, chez la larve de *Tenebrio*, à la longueur vraie. Tout ce que nous avons dit du taux de la croissance pondérale pourrait très exactement être dit du taux de la croissance linéaire, à cela près que tous les chiffres

(1) Cette incompatibilité théorique de lois pratiquement aussi satisfaisantes l'une que l'autre, s'observe fréquemment et s'explique par l'amplitude toujours notable des variations individuelles autour de la loi moyenne. Voir en particulier L'HÉRITIER (1929).

que nous avons donnés devraient être divisés par trois. En cherchant les périodes de la croissance pendant lesquelles le taux de la croissance linéaire reste approximativement constant, nous retrouverions une courbe logarithmique très analogue à celle dont nous avons donné les caractéristiques. En cherchant, au contraire, les périodes pendant lesquelles l'intensité

GRAPHIQUE 11



Larves laissées à la température ambiante (20° environ), nourries de farine lactée ;
 ——— poids en fonction du temps ; - - - - - logarithme du poids en fonction du temps.

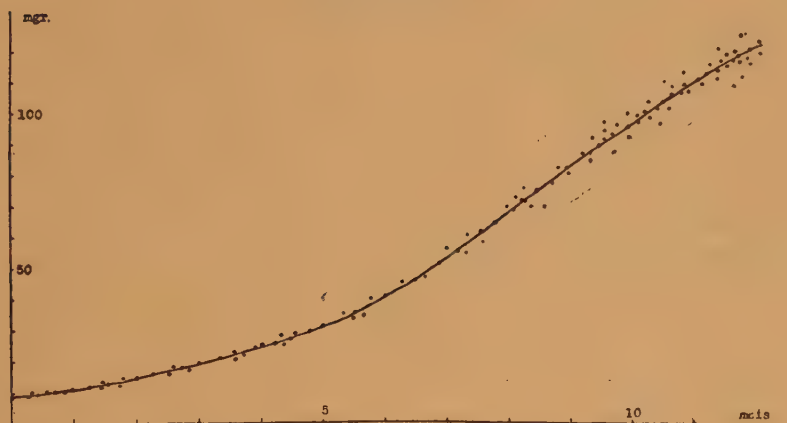
de la croissance linéaire reste à peu près invariable, nous sommes conduits à décomposer la courbe racine cubique du poids-temps en tronçons de droites.

Les deux modes de décomposition de la courbe de croissance sont aussi simples et aussi approchés l'un que l'autre, et nous n'avons aucun motif de préférer l'un à l'autre.

Des courbes de croissance assez semblables à celles que nous venons

d'étudier ont été décrites chez plusieurs Insectes. Pour *Sarcophaga sara-ceniae* et *Lucilia sericata* étudiés par HERMS, il s'agit d'une courbe de croissance pondérale. Pour *Galleria mellonella*, la courbe donnée par TCHANG YUNG-TAI est relative à l'accroissement en longueur. Bien que dans les deux premières espèces, le nombre de mues soit certainement fixe,

GRAPHIQUE 12

Croissance moyenne de *Tenebrio molitor*

Larves laissées à la température ambiante (17° environ), nourries de farine de froment pure ; poids en fonction du temps.

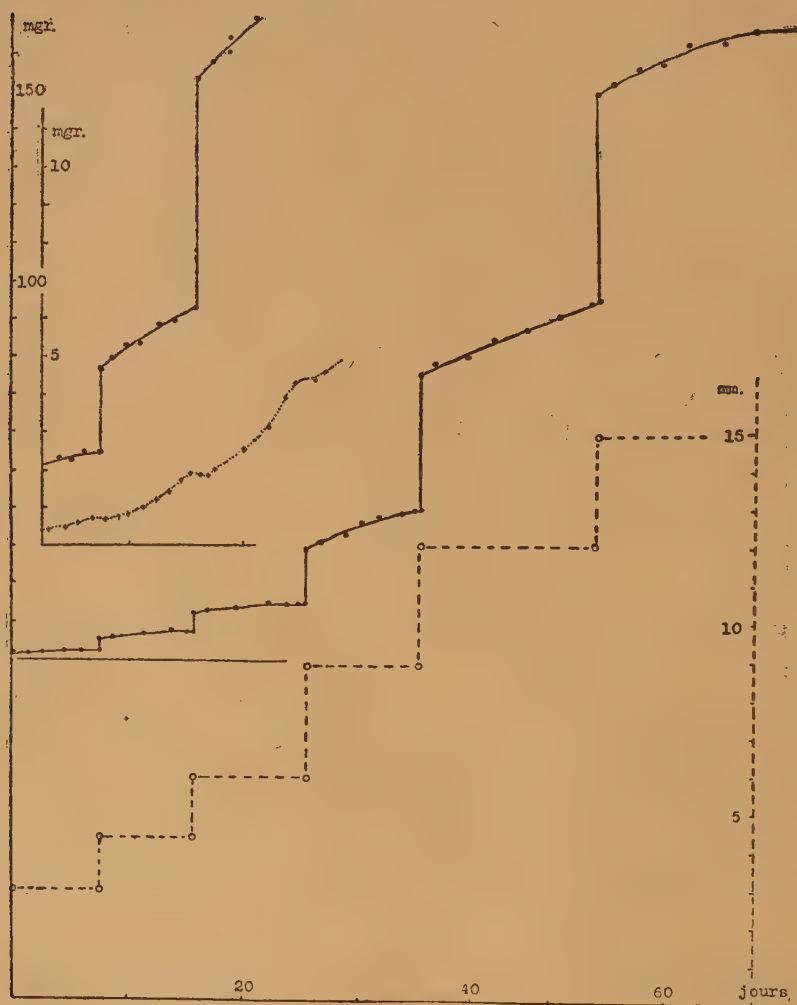
et que dans la troisième il le soit probablement aussi, aucun accident de la courbe ne traduit leur présence. Peut-être les mesures n'ont-elles été, ni assez précises, ni assez rapprochées pour les mettre en évidence, mais peut-être aussi cette apparente continuité n'est-elle, dans ces trois cas, comme dans celui du *Tenebrio*, que la conséquence de l'emploi des poids moyens ou des longueurs moyennes.

IV. — Croissance pondérale de quelques Arthropodes aquatiques

La croissance des animaux aquatiques est d'une étude plus difficile que celle des animaux aériens. Il est clair que l'eau qui les mouille ne doit pas compter dans leur poids, mais pour l'eau que renferment les cavités naturelles, comme le tube digestif ou les cavités branchiales par exemple, la question est plus complexe et mérite examen dans chacun des cas étudiés.

Aux difficultés matérielles que présente l'essuyage correct d'un animal, s'ajoutent ainsi des difficultés de principe. En second lieu, on peut craindre

GRAPHIQUE 13

Croissance de *Notonecta glauca*

— poids frais en fonction du temps ; ---- longueur en fonction du temps ; poids sec en fonction du temps.

que de brusques entrées ou sorties d'eau n'apportent, à certains moments, des complications imprévues et sans signification importante, à la marche régulière de la croissance.

J'ai choisi comme objet d'étude *Notonecta glauca* L., qu'avec quelques soins on peut élever dans de bonnes conditions. Ses téguments ne se laissant pas mouiller, on peut la sécher parfaitement et la peser avec exactitude. A chaque mue, le poids d'une Notonecte double approximativement, passant, pour prendre quelques exemples, de 2,6 à 4,4 ; de 6,0 à 13,1 ; de 14,5 à 30,7 ; de 40 à 77 ; ou de 100 à 140 milligrammes, poids de l'adulte frais éclos, qui ne sera dépassé que de peu (1). Si l'augmentation de poids d'une Notonecte au moment de la mue est considérable, elle est en revanche beaucoup moindre dans l'intervalle de deux mues. On s'en rendra compte par les chiffres suivants, qui donnent pour chaque stade le poids moyen initial et le poids moyen final : 1,85 à 2,4 ; 4,6 à 6,2 ; 12,0 à 14,2 ; 29 à 39 ; 75 à 95 milligrammes. La courbe, dont les éléments sont fournis par ces chiffres et par d'autres relatifs à des points intermédiaires qu'il me paraît superflu de donner ici, a été construite sur le graphique 13. Sa forme en escalier ne diffère guère de celle qu'on obtiendrait en construisant une courbe de croissance du volume de l'animal, et diffère complètement de la courbe de croissance des substances sèches, qui est semblable à toutes celles que nous avons rencontrées jusqu'ici et s'abaisse au contraire au moment de la mue.

L'accroissement de poids qui accompagne la mue des Notonectes ne peut donc s'interpréter que d'une façon : la larve absorbe une quantité d'eau très considérable au moment où elle quitte son exuvie.

A la vérité, ce résultat pouvait assez facilement être prévu.

Un Arthropode typique, j'entends par là un Arthropode à carapace rigide et inextensible, s'accroît de façon discontinue. A chaque mue, ses dimensions linéaires augmentent brusquement d'une fraction très notable. Il est clair, d'autre part, que ses organes et tissus ne peuvent, en ces quelques minutes, voir s'accroître les substances organiques qui en sont les constituants essentiels. Le volume de la carapace augmentant sans que son contenu augmente, de l'air ou de l'eau selon les cas, devront combler l'espace vide. S'il s'agit d'eau, comme cela arrive pour la plupart des Arthropodes aquatiques, le poids frais augmentera en même temps. Cette eau qui contribue à remplir la nouvelle carapace, sera progressivement remplacée par les tissus néoformés. De cet accroissement de substance vivante,

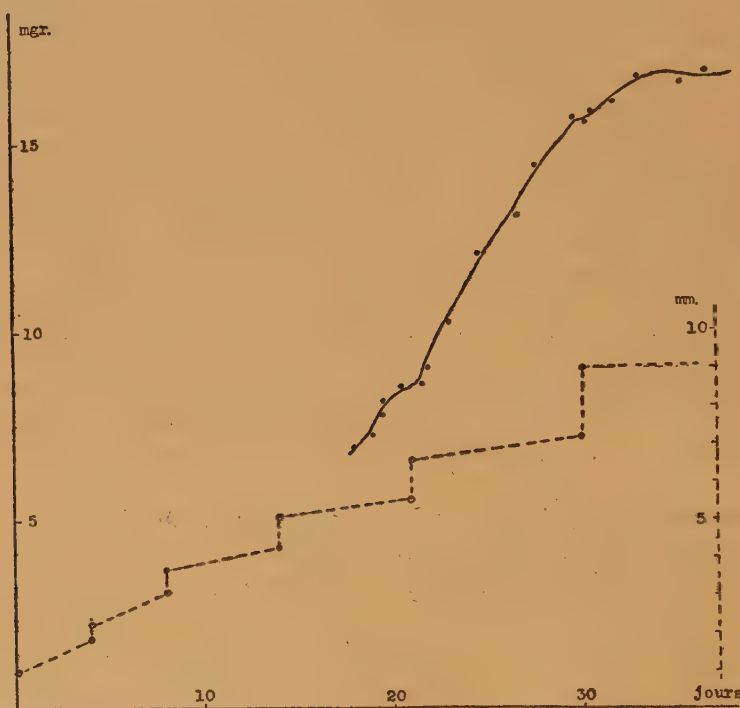
(1) Poisson, qui, au cours de ses recherches sur les Hémiptères aquatiques, a fait quelques observations sur la croissance de diverses espèces, a montré que la larve nouveau-née présente, dès après l'éclosion, un accroissement très notable de volume dû à une rapide absorption d'eau. Il a constaté qu'en plongeant la larve dans une solution de NaCl à 8 p. 1.000, on pouvait empêcher cet accroissement de volume ou même ramener à son volume initial une larve éclos dans l'eau pure. Il s'agit, probablement, dans ce cas, de phénomènes osmotiques.

les pesées ne pourront donner une mesure directe, puisque l'accroissement de poids observé ne peut représenter que la différence entre le poids des tissus formés et le poids d'un égal volume d'eau.

La Notonecte répond assez exactement à ce cas schématique, mais d'autres modalités sont également possibles.

Il peut arriver que le squelette de l'Arthropode étudié ne soit pas complé-

GRAPHIQUE 14

Croissance de *Gerris lacustris*

----- longueur en fonction du temps (d'après Poisson) ; ——— poids frais en fonction du temps. Courbes individuelles.

tement rigide, et que quelques-unes des pièces qui le constituent puissent présenter un jeu suffisant pour permettre une notable augmentation du volume du corps dans l'intervalle de deux mues. Dans ce cas, les faits sont naturellement moins schématiques que dans l'exemple précédent, mais subsistent néanmoins en ce qu'ils ont d'essentiel.

Des considérations analogues à celles que je viens d'exposer ont été déjà invoquées avec plus ou moins de netteté par quelques auteurs qui ont

eu à s'occuper de la croissance de telle ou telle espèce de Crustacé ou d'Insecte aquatique. Je citerai OLMSTEAD et BAUMBERGER qui ont étudié des Crabes Grapsoïdes, et BLUNCK qui s'est occupé des larves de Dytique. Il me paraît d'ailleurs peu douteux qu'il s'agisse là d'un phénomène général auquel doit être soumis, à quelque degré, tout Arthropode aquatique et qui, en dehors des accroissements de poids qui s'observent lors de la mue, permet d'interpréter de la façon la plus banale certains faits d'apparence paradoxale dont nous dirons un mot tout à l'heure.

La courbe de croissance pondérale d'un Arthropode aquatique ne nous apprend donc à peu près rien sur la croissance des tissus de l'animal, et si l'on veut avoir des renseignements utilisables, il faut étudier la croissance du poids sec. L'exemple de la Notonecte nous montre que celle-ci suit une courbe qui ne diffère en rien de celle que l'on peut déterminer chez un Arthropode aérien.

Cette courbe, nous pouvons d'ailleurs l'observer directement, sans passer par l'intermédiaire du poids sec, en étudiant la croissance d'un autre Hémiptère aquatique, *Gerris lacustris*. Les Gerrides vivent sur l'eau et non pas dans l'eau comme les Notonectides. Cette différence éthologique suffit à les écarter, des points de vue qui nous occupent, des Aquatiques vrais, et les rend, en ce qui concerne la croissance, tout à fait semblables aux Insectes terrestres. Le graphique 14 donne une courbe de croissance du poids frais, construite d'après des pesées nombreuses et qu'il serait bien inutile de détailler ici. On y retrouve les faits observés chez *Dixippus* et en particulier l'accroissement de poids imaginal qui semble être de règle chez les Insectes sans métamorphose.

Comme nous n'aurons pas d'autre occasion de nous occuper des Gerrides je signalerai ici un caractère assez remarquable de leur croissance linéaire, qui, s'il est connu depuis fort longtemps, n'a pas toujours été interprété de façon très correcte. Un Gerride qui vient de muer a un abdomen très court, dont les segments sont comme télescopés les uns dans les autres. A mesure que la larve approche de la mue suivante, les segments abdominaux s'écartent progressivement et l'abdomen s'allonge, cependant que ni la tête ni le prothorax ne montrent d'accroissement. POISSON, qui a pratiqué des mensurations journalières sur *Gerris lacustris*, a bien vu qu'au moment de la mue, la longueur d'une larve augmentait brusquement et qu'en outre, entre deux mues, elle continuait à s'accroître. Mais il n'a pas analysé le phénomène en son détail. L'allongement qui se produit au moment de la mue porte essentiellement sur la tête et le prothorax dont les téguments sont rigides et qui ne peuvent, par conséquent, croître que de façon discontinue. L'allongement qui s'observe entre les mues, porte au contraire exclusivement sur l'abdomen dont les pièces chitineuses pré-

sentent beaucoup de jeu. D'ailleurs, cette partie du corps de la larve ne s'allonge guère au moment de la mue ; on peut même parfois la voir se raccourcir tandis que, dans tous les cas, la longueur de chaque segment s'accroît très notablement. Les Gerrides sont donc remarquables en ce que la région antérieure de leur corps se comporte comme celle des Arthropodes que nous avons qualifiés de typiques, tandis que leur abdomen est presque semblable dans sa croissance à beaucoup de larves d'Insectes Holométales. On voit que, malgré ses singularités, la croissance linéaire des Gerrides ne diffère en rien d'essentiel de celles que nous avons étudiées par ailleurs.

J'ai également quelques données sur la croissance de plusieurs Crustacés Brachyures. Les faits sont trop semblables à ceux qui viennent d'être décrits pour la Notonecte pour que nous nous y arrêtions ici. Je donnerai seulement deux chiffres : j'ai vu lors d'une mue le poids d'un *Carcinus maenas* passer de 4,8 à 8,5 grammes et celui d'un autre spécimen de 2,9 à 5,4 grammes.

Il m'a paru tout à fait inutile de chercher d'autres exemples. Je ferai cependant mention de faits un peu plus compliqués qui ne sont que des variantes d'un même processus. Je n'ai d'ailleurs à leur sujet que peu de documents personnels.

Ceux-ci sont relatifs à la larve de Corêthre, *Chaoborus crystallinus*, qui, malheureusement, est trop petite pour pouvoir être pesée. Il est facile de constater sur cet animal que les pièces fortement chitinisées, les antennes par exemple, ne s'accroissent qu'au moment de la mue. L'ensemble du corps, au contraire, augmente régulièrement de dimensions et presque certainement de poids dans l'intervalle de deux mues (graphique 5). Il n'est pas douteux que, dans son ensemble, la croissance de la larve de Corêthre ne soit semblable à celle de la larve de Dytique, qui est actuellement bien connue.

La croissance du Dytique a été étudiée par BURGESS-SOPP, puis par BOUNOURE. BLUNCK, qui depuis s'est attaché longuement à la même question, a confirmé et beaucoup étendu les résultats de ses prédécesseurs. Il a donné des faits une interprétation assez proche de celle qui découle directement de ce que nous savons déjà. A chacune des deux mues, la taille de la larve augmente brusquement ; mais, en outre, l'élasticité des téguments permet à la larve de s'allonger durant chacun des trois stades larvaires. Dans ces conditions, on observe tout naturellement, comme chez les Notonectes, un accroissement brusque de poids à la mue et un autre, graduel, entre les mues, mais l'importance relative de ces deux éléments est inverse de ce qu'elle est chez la Notonecte, le premier étant toujours plus petit que le second.

Plus digne de remarque est l'augmentation de poids qui se produit au moment de la mue nymphale et qui permet à l'adulte de peser plus que la larve qui lui a donné naissance. La mue nymphale a lieu hors de l'eau, dans une loge souterraine dont l'humidité doit suffire à permettre une absorption d'eau, plus lente peut-être que celle qui se produit au moment des mues et d'importance moindre, mais appréciable cependant. On ne voit du moins aucune autre interprétation vraisemblable du phénomène qui reste d'ailleurs à étudier de plus près (1).

C'est aussi parce qu'un Arthropode typique ne peut pas diminuer de volume, qu'au cours de l'inanition, l'Écrevisse ou le Homard, bien que perdant beaucoup de leur substance, ne diminuent pas sensiblement de poids. A un moindre degré, le même phénomène s'observe chez les Arthropodes aériens. J'ai constaté, par exemple, qu'après un jeûne de plusieurs mois, des larves de *Tenebrio* exposées sans précautions spéciales à l'atmosphère du laboratoire ne perdent que très peu de leur poids frais, mais qu'en même temps leur teneur en eau augmente très notablement. En atmosphère humide, la chute du poids frais peut être insignifiante, alors que la perte de substances sèches reste notable. Je crois enfin que la constance de poids de certaines nymphes souterraines de Sphingides, établie récemment par PORTIER et de RORTHAYS, constance qui se maintient pendant des semaines et des mois, peut être attribuée avec vraisemblance au même mécanisme. Il s'agit là encore d'animaux à téguments rigides et à volume constant, capables en certaines circonstances de prendre à l'atmosphère ou plutôt au substratum humide sur lequel ils reposent, l'eau qui leur permettra de combler les vides produits par la combustion respiratoire.

Tous les faits que j'ai rapportés montrent qu'un Arthropode peut, en un très court laps de temps, fixer une grande quantité d'eau. On doit se demander maintenant comment réagit l'organisme à cet afflux de liquide. L'eau ainsi absorbée entre-t-elle dans la constitution des tissus ou au contraire reste-t-elle en marge des échanges ? Question qui n'est pas sans importance, car dans la plupart des organismes, la teneur en eau est une caractéristique de chacun des tissus.

Dans certains cas, au moment de la mue, l'eau absorbée est emmagasinée dans un réservoir particulier. RUNGIUS a vu l'eau avalée par la larve de Dytique s'accumuler dans l'ampoule rectale qui, sous sa pression, prend des dimensions énormes. Il est possible qu'il en aille de même chez la Notoecte qui possède un diverticule intestinal du même genre.

Pour la plupart des Arthropodes aquatiques cependant, on ne connaît pas d'organe ayant des fonctions de cet ordre. Peut-être en existe-t-il

(1) Voir cependant BOUNOURE (1919).

quelques-uns, peut-être aussi le tube digestif lui-même ou l'un de ses segments peut-il jouer parfois ce rôle, puisque aussi bien, pour les Insectes aériens, il lui arrive en pareille circonstance de se remplir d'air. Mais ce sont là des faits qu'il reste à établir. Il n'est d'ailleurs pas impossible que là même où l'eau trouve un réservoir où s'accumuler, elle n'y reste que peu de temps et que, dans un délai assez bref, elle passe en majeure partie dans la circulation et peut-être même dans les tissus. Il y a là matière à une étude qui entrerait trop malaisément dans le cadre de ce travail pour pouvoir y être abordée.

La brève étude des Arthropodes aquatiques que nous arrêterons ici ne fait, en somme, que confirmer les résultats de l'étude des Insectes aériens. Les faits mis en évidence peuvent dans quelques cas présenter une apparence assez singulière, mais n'ont en réalité d'original que leur façon de traduire par un accroissement de poids sans rapport avec l'accroissement des substances organiques, la discontinuité de leur croissance linéaire.

V. — Croissance du squelette chitineux de quelques Arthropodes

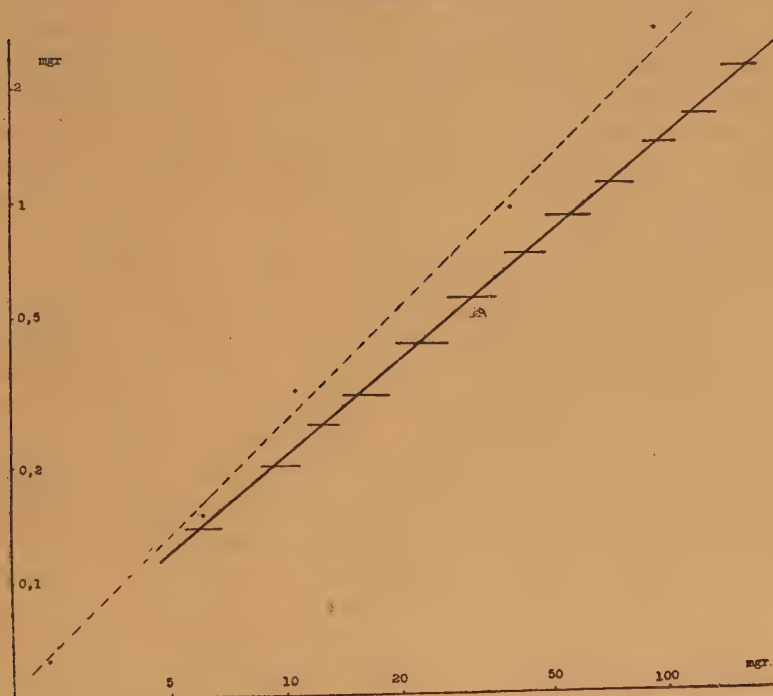
J'étudierai dans ce paragraphe la croissance du squelette chitineux de deux espèces d'Insectes, très différentes à tous points de vue. Comme je l'ai fait dans d'autres occasions, j'étudierai également du même point de vue deux espèces de Crabes dont j'ai pu recueillir les mues en abondance. A vrai dire, les résultats de ces recherches pourraient à bon droit figurer dans deux autres chapitres, celui qui traite de la chimie de la croissance et celui où est abordée l'étude du métabolisme. Mais la croissance du squelette chitineux est liée si étroitement à celle du corps tout entier qu'il serait fâcheux de ne pas les étudier en même temps.

C'est d'ailleurs à l'occasion d'études sur la croissance qu'ont été recueillis les renseignements peu nombreux encore que l'on possède à son sujet. Une seule étude, celle de PRZIBRAM et MÉGUSAR (1912), portant sur *Sphodromantis bioculata*, renferme des données suffisamment nombreuses et précises. Chez ce Mantide, le poids de la chitine rejetée et le poids de l'animal doublent à chaque mue. Il y a donc dans toute la vie larvaire proportionnalité entre le poids de l'Insecte et celui de son squelette. Avec une précision moindre, TITSCHACK a constaté le même fait chez un autre Orthoptère, *Dixippus morosus*. Chez un Coléoptère aquatique, *Dytiscus marginalis*, BOUNOURE voit, au contraire, le poids de la mue croître comme la surface de la larve, ou plus exactement comme la puissance deux tiers

du poids de celle-ci ; il ne peut d'ailleurs donner que deux chiffres approximatifs pour justifier son opinion.

Deux relations distinctes entre poids du corps et poids de la mue ont été ainsi reconnues. Chacune d'elles a prêté à des considérations théoriques, dont nous dirons un mot tout à l'heure. Je ne crois d'ailleurs pas que la

GRAPHIQUE 15



Croissance du squelette de *Tenebrio molitor* et de *Notonecta glauca*

Poids des exuvies en fonction du poids frais. Coordonnées logarithmiques.

——— *Tenebrio* ; - - - - - *Notonecta*.

question ait l'importance qu'on lui a attribuée, ni qu'elle mérite de bien longs développements.

Mes recherches personnelles portent sur un Hémiptère aquatique, *Notonecta glauca*, un Coléoptère aérien, *Tenebrio molitor*, et deux Crustacés Brachyures, *Carcinus mænas* et *Pachygrapsus marmoratus*. Les chiffres relatifs à ces quatre espèces sont traduits par les graphiques 15 et 16. Chacun des chiffres a la valeur d'une moyenne portant sur un nombre d'individus voisin de la demi-douzaine pour les Crabes, d'une quinzaine pour la *Notonecta* et d'une vingtaine pour le *Tenebrio*. Les conditions dans

lesquelles a dû être récolté le matériel nécessaire n'ont pas permis, en général, une détermination exacte du poids des animaux au moment de la mue. Pour la Notonecte, j'ai rapporté le poids moyen d'une exuvie au poids moyen atteint par l'animal juste avant la mue correspondante. Pour le *Tenebrio*, chez qui ni la position, ni le nombre de mues ne sont fixes, j'ai réparti les exuvies d'animaux nourris normalement en un certain nombre de classes d'après le poids des animaux : exuvies d'animaux pesant à la mue entre 12 et 15, entre 15 et 20 milligrammes, etc. Le graphique montre que la courbe construite d'après ces données est très suffisamment définie. Pour les Crabes enfin, il est très rare que j'aie pu peser les animaux avant la mue. Mais on peut admettre, sans grande erreur, que ce poids est proportionnel au cube de la longueur ou de la largeur du céphalothorax, puisque l'animal reste, au cours de sa croissance, presque exactement semblable à lui-même (1).

Les résultats de cette étude sont tout à fait nets (graphiques 15 et 16). Pour la Notonecte, comme pour les Crabes, le poids de l'exuvie est proportionnel au poids de l'animal, résultat identique à celui de PRZIBRAM et MÉGUSAR. On peut donc admettre qu'une règle assez fréquemment observée veut que chez les Arthropodes, l'épaisseur de chacune des pièces du squelette croisse comme leur longueur et leur largeur.

Pour le *Tenebrio*, au contraire, la pente de la droite qui représente la croissance lorsqu'on emploie les coordonnées logarithmiques est d'environ $4/5$. Le poids de l'exuvie croît donc approximativement comme la puissance 0,80 du poids de la larve. Il est, d'autre part, évident que sa surface croît comme celle de l'animal, et que celle-ci, comme la forme de la larve ne change pas, croît comme la puissance $2/3$ du poids. Il en résulte qu'en moyenne l'épaisseur des diverses pièces du squelette chitineux ne croît que comme la puissance 0,4 de la longueur. Une larve pesant deux fois plus qu'une autre possède un squelette qui n'est guère plus de 1,73 fois plus considérable, et une larve pesant cent fois plus qu'une autre contient seulement quarante fois plus de chitine que celle-ci. Dans ce dernier exemple, la petite larve a une cuticule chitineuse proportionnellement deux fois et demie plus épaisse que la grosse (2).

On observe ainsi, dans la croissance du squelette de *Tenebrio molitor*, un désaccord entre la croissance globale du corps et celle d'une de ses parties, celle-ci croissant moins vite que l'ensemble, suivant une loi très régulière. Ce phénomène, que nous rencontrerons bien souvent dans la suite de cet exposé, est une *dysharmonie négative* qui, comme beaucoup

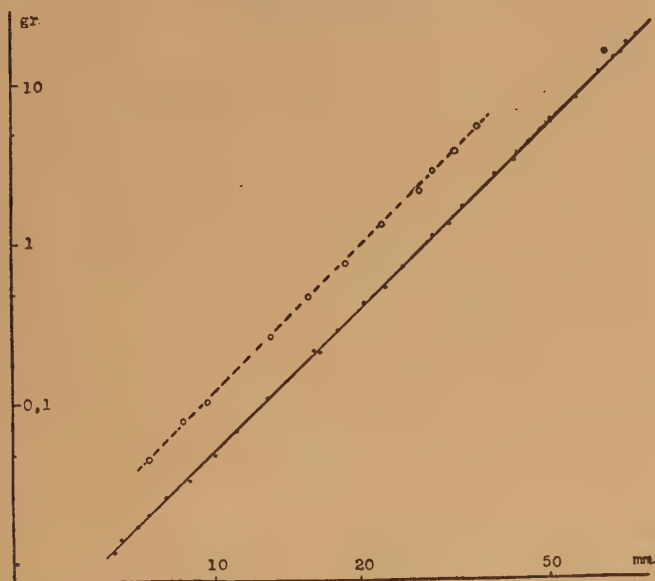
(1) Voir sur ce point p. 102.

(2) La note que j'ai publiée sur ce sujet en 1928 renferme des erreurs de chiffres qui sont rectifiées ici.

d'autres, se traduit par une fonction puissance représentée en coordonnées logarithmiques par une droite. Nous aurons amplement l'occasion dans la suite d'examiner ce que peut signifier une telle loi. Ce qui compte ici, c'est que cette dysharmonie n'apparaît pas dans la morphologie de la larve et que, d'autre part, elle nous explique les résultats de BOUNOURE relatifs au Dytique.

La larve de Dytique n'a que trois mues, y compris la mue nymphale.

GRAPHIQUE 16



Croissance du squelette de *Carcinus mœnas* et de *Pachygrapsus marmoratus*

Poids des exuvies en fonction du cube de la largeur du céphalothorax. Coordonnées logarithmiques.
 ——— *Carcinus* ; - - - - *Pachygrapsus*.

Le poids de la larve avant chacune de ces mues est en moyenne 100 ; 400 et 1.600 milligrammes, le poids des exuvies est respectivement de 1 ; 3 et 8 milligrammes (1). En construisant, à l'aide de ces chiffres, un graphique

(1) Les deux premiers chiffres sont empruntés à BOUNOURE, le troisième à BLUNCK. Pour la troisième mue BOUNOURE trouve 49 mgr. de chitine. Mais ce chiffre est obtenu en préparant la chitine d'une larve prête à se nymphoser, par macération de l'animal dans un bain de potasse. Pareille technique doit donner un chiffre trop fort puisque avec l'exuvie du dernier stade larvaire se trouve pesée l'exuvie de la nymphe. Celle-ci n'a pas été pesée, mais d'après les chiffres donnés par BLUNCK pour *D. semisulcatus*, son poids doit vraisemblablement être de 40 mgr. ou environ. La concordance avec le chiffre de BOUNOURE est donc satisfaisante.

semblable à celui que nous avons tracé, on retrouve une droite de pente $4/5$: la loi de croissance est la même que chez le *Tenebrio*, à cela près qu'à poids égal cette dernière espèce a une exuvie plus lourde de moitié que la première. S'agit-il là d'une simple coïncidence ou y a-t-il quelque raison à cette identité, c'est ce qu'on ne pourra décider que par l'étude d'autres formes.

Il n'est, en effet, pas facile de donner une interprétation à la loi que nous venons d'établir. Le poids du squelette croît plus vite que la surface de la larve et moins vite que son poids, mais n'est en relation simple ni avec l'une, ni avec l'autre.

Nous ne pouvons pour cette raison retenir pour valables ni les interprétations de BOUNOURE qui fonde ses raisonnements sur la proportionnalité du poids du squelette à la surface de la larve, ni les interprétations de PRZIBRAM et MÉGUSAR qui s'appuient sur la proportionnalité du poids du squelette au poids de la larve.

Nous verrons dans les chapitres qui suivent que des lois de dysharmonie, toutes semblables à celles que montrent les exuvies de *Tenebrio*, s'observent dans la croissance de divers organes, et se vérifient également dans la croissance de la plupart des constituants biochimiques de cette même larve. Ce que nous étudions ici est à la fois un organe, le squelette, et un constituant défini, la chitine (1). Envisagé de l'un ou l'autre point de vue, il ne se singularise en aucune façon par son mode de croissance parmi les autres organes ou les autres constituants. Ce n'est qu'un cas particulier, qui ne mérite pas de commentaires spéciaux, d'une règle très générale, dont la signification sera examinée en temps opportun.

Il convient, pour terminer, d'examiner quel lien unit la quantité de chitine abandonnée à chaque mue à la quantité de chitine renfermée dans l'animal vivant. Un insecte doublant de poids à chaque mue et abandonnant une exuvie pesant le centième de son poids nous servira d'exemple théorique, mais très proche de la réalité. Mettons qu'à quatre mues consécutives l'animal pèse 50 ; 100 ; 200 et 400 milligrammes, et que, par conséquent, il abandonne 0,5 ; 1 ; 2 et 4 milligrammes de chitine. A la troisième mue, il perdra 2 milligrammes de chitine, mais en même temps restera revêtu d'une carapace qui prendra en très peu de temps sa consistance définitive et pèsera alors 4 milligrammes. Il devait donc renfermer juste avant cette mue dans l'ensemble des téguments anciens et nouveaux, un peu moins de 6 milligrammes de chitine (2). Dans les trois stades larvaires considérés,

(1) En réalité, l'exuvie n'est pas formée de chitine pure, mais celle-ci en constitue l'élément de beaucoup prédominant.

(2) Le mot n'est pas pris ici dans un sens très rigoureux ; il désigne plutôt l'ensemble des substances dont est fait le squelette.

la quantité de chitine renfermée dans le corps de l'animal a passé successivement de 1 à 3, de 2 à 6, de 4 à 12 milligrammes, sa teneur a donc oscillé entre 2 pour 100 au début et 3 pour 100 à la fin de chaque stade. On peut donc admettre qu'en moyenne la teneur est de 2,5 pour 100, bien qu'à vrai dire, dans ce cas, la moyenne n'ait pas de signification bien rigoureuse.

Un raisonnement tout semblable à celui que nous venons de faire, s'applique, avec de légères modifications s'il y a lieu, aux diverses espèces étudiées. Pour *Sphodromantis bioculata*, l'application est immédiate. L'exuvie représente 1,7 pour 100 du poids de l'animal, dont la teneur moyenne en chitine est de 4 pour 100. Pour *Notonecta glauca*, les faits sont un peu différents en raison des discontinuités de sa croissance. L'exuvie représente 2,5 pour 100 du poids atteint par la larve à la fin de chaque stade. La teneur en chitine rapportée au poids frais tombe de 9,5 pour 100 avant la mue, à 3,5 pour 100 après celle-ci. Par rapport au poids sec, les chiffres correspondants sont 30 pour 100 avant la mue, 22 pour 100 après celle-ci. La valeur moyenne est d'environ 6,5 pour 100 par rapport au poids frais, et 26,5 pour 100 par rapport au poids sec (1).

Pour les animaux à squelette chitineux dysharmonique, le calcul est un peu plus compliqué. Je n'en donnerai pas le détail, inutile ici, et me bornerai à indiquer que pour le *Tenebrio* la quantité moyenne de chitine que renferme une larve, est à peu près le double de celle qu'elle abandonnerait si elle muait. Pour le Dytique, la larve renferme en moyenne trois fois plus de chitine qu'elle n'en perd en muant (2).

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA CROISSANCE DES ARTHROPODES

Nous avons rassemblé suffisamment de faits, et les animaux que nous avons étudiés sont assez différents les uns des autres, aux points de vue systématique, anatomique ou éthologique, pour qu'une interprétation d'ensemble de la croissance des Insectes nous soit permise. Toutes les espèces dont la croissance a été étudiée jusqu'à présent se rangent dans l'une ou l'autre des catégories que nous avons distinguées, mais il se peut,

(1) Le cas des Crustacés, et particulièrement celui des Brachyures, est assez différent. La consolidation du nouveau squelette est lente et demande un apport extérieur de matière : le poids sec de l'exuvie dépasse en effet dans bien des cas le poids sec de l'animal qui vient de muer. Le Crustacé doit nécessairement puiser dans le milieu extérieur la plus grande partie des sels qui forment la moitié ou les deux tiers du poids de sa carapace.

(2) Une coïncidence curieuse fait que, à poids égal, Dytique et *Tenebrio* renferment en moyenne la même quantité de chitine.

tant ce groupe est varié en formes et en adaptations, qu'il existe encore d'autres types qui mériteraient une étude particulière. Je ne crois cependant pas que les conclusions qu'on est en droit de tirer de l'exposé qui précède, puissent être gravement affectées par des études plus étendues.

La croissance pondérale est toujours continue (1) et la croissance linéaire toujours discontinue. Nous avons vu, et il est inutile d'y revenir ici, que les exceptions parfois rencontrées dans l'étude de certaines formes ne sont qu'apparentes, tous les cas étudiés jusqu'à présent obéissant aux mêmes règles fondamentales. Les mues qui conditionnent la croissance linéaire, se marquent sur la courbe pondérale par des arrêts ou des ralentissements de la croissance et la décomposent en tronçons. Leur place, fixe le plus souvent chez les animaux normaux élevés dans des conditions favorables, peut être modifiée aisément par divers artifices expérimentaux. Chez quelques formes, leur nombre peut également varier dans des limites assez larges ; chez beaucoup d'autres, il n'est pas défini à une ou deux unités près. Tels sont les faits qu'il s'agit d'interpréter.

I. — Mue et Croissance

Le rôle de la mue dans la croissance est particulièrement évident chez les Arthropodes à téguments rigides et inextensibles, dont les Brachyures sont le meilleur type ; il ne l'est pas moins chez beaucoup d'Insectes inférieurs, comme par exemple le *Dixippe*. Les tissus accroissent leur masse dans l'intervalle de deux mues et l'animal ne peut accroître ses dimensions linéaires qu'au moment de la mue, l'accroissement en volume précédant l'accroissement en poids. Ce mode de croissance, tout à fait caractéristique des Arthropodes, correspond exactement à la conception classique telle que l'a exposée CH. PÉREZ (1910). Chez d'autres formes larvaires, modifiées le plus souvent par des adaptations diverses, les caractères du développement semblent, à un examen superficiel, être tout différents. Une larve de Lépidoptère ou de Diptère accroît sa longueur entre deux mues et l'accroissement en volume marche presque de pair avec l'accroissement en poids. Ces constatations ont paru suffisantes à certains auteurs pour condamner définitivement l'interprétation classique de la croissance des Arthropodes. En fait, à regarder les choses de plus près, on constate que, même dans ce cas, la croissance de certaines pièces importantes du squelette, capsule

(1) Chez les Insectes, le poids de l'exuvie est assez faible pour que sa perte ne se marque sur la courbe pondérale que par un accident presque négligeable. Chez les Crustacés, où la carapace représente une fraction importante du poids du corps, il en serait autrement.

cranienne ou pièces buccales par exemple, ne peut avoir lieu qu'au moment de la mue. Celle-ci peut être moins fréquente que chez les Arthropodes à téguments rigides, mais n'en reste pas moins nécessaire, dans l'immense majorité des cas, à une croissance de grande amplitude (1). Il est très rare que chez une larve de Diptère, d'Hyménoptère ou de Lépidoptère, le poids fasse plus que de quadrupler ou d'octupler dans l'intervalle de deux mues. Or, des accroissements de cet ordre peuvent fort bien se rencontrer chez des formes où la mue conditionne absolument la croissance linéaire.

Nous ne devons cependant pas conclure de ce qui précède, qu'un lien de stricte dépendance unit la croissance à la mue. Dans certains développements s'observent des mues qui ne correspondent qu'à une morphogénèse et qui ne sont accompagnées d'aucune croissance. On pourra citer, avec CH. PÉREZ, les mues successives de la larve *Kentrogone* de la Sacculine, ou la mue qui fait passer le Nauplius de *Lepas* qui vient d'éclore, au stade Archizoé. Le cas des Collemboles qui muent à l'état parfait sans changer de taille ni d'organisation, n'est pas moins démonstratif. Chez d'autres formes, on peut expérimentalement, par des conditions d'élevage défavorables, obtenir des mues sans accroissement de taille. L'exemple de *Tineola*, étudié par TITSCHACK, et celui de *Tenebrio*, que nous avons examiné tout à l'heure, suffisent à le prouver.

Si l'on ne doit pas négliger des faits de ce genre, il me paraît par contre excessif de ne tenir compte, comme on l'a fait quelquefois, que de ces cas exceptionnels, en considérant comme secondaires les faits les plus fréquemment observés. Que la mue soit quelque chose de plus qu'un simple changement de tégument, qu'elle affecte profondément diverses fonctions physiologiques, est hors de doute. Mais si, avec les données de VERNE, de MILLOT, de DRACH, de TCHANG YUNG-TAI et d'autres auteurs encore, on peut acquérir la certitude de son importance, si quelques données biochimiques, telles que celles que j'apporterai dans un autre chapitre, montrent de très notables changements dans la composition des tissus, une étude d'ensemble reste à faire. Il se peut que la mue soit un processus d'excrétion, comme l'ont soutenu par exemple, BOUNOURE, FOLSON et TITSCHACK (2), mais, admis que cela fût exact dans tous les cas, il est certain qu'elle n'est pas que cela.

Voici, ce me semble, comment on peut comprendre l'ensemble des faits observés jusqu'à présent :

Le squelette d'un Arthropode est un de ses organes essentiels, et suit,

(1) Je laisse entièrement de côté ici le cas très aberrant de certains Crustacés parasites.

(2) FOLSON (1920) met en rapport les mues imaginaires sans accroissement de taille des Collemboles avec l'absence des tubes de Malpighi chez ces animaux. Pour BOUNOURE qui considère, la chitine comme un produit d'excrétion, la mue est, par définition, une fonction excrétrice.

dans sa croissance, des lois toutes semblables à celles auxquelles sont soumis les autres organes. Nous savons par ailleurs que des organes peuvent parfois augmenter de dimension, alors que la croissance globale est arrêtée. Quand, par exemple, en cessant de nourrir une larve âgée, mais encore capable de grandir, on la voit atteindre l'état imaginal, on voit certains organes continuer à croître, tandis que les autres restent stationnaires ou diminuent (1). Il en va exactement de même pour le squelette chitineux. Chez certaines espèces, et dans des conditions déterminées, l'organisme continue à synthétiser de la chitine, alors que tous les autres tissus ont cessé de s'accroître. Chez d'autres espèces, probablement plus nombreuses, la croissance s'arrête presque en même temps pour tous les organes y compris le squelette, et il est difficile ou même impossible d'augmenter le nombre des mues, comme il est difficile chez certaines formes d'obtenir la métamorphose prématurée que l'on déclanche si facilement chez d'autres.

Cette façon de se représenter les faits a l'avantage de ne pas attribuer à la mue un rôle physiologique aussi éminent qu'indémontré. Si des fonctions diverses peuvent s'être mises secondairement dans la dépendance de la mue, celle-ci est avant tout, conformément à la conception classique, un phénomène de croissance, et c'est à ce seul point de vue que nous l'examinerons désormais.

II. — Place et nombre des mues

La plupart des auteurs qui ont étudié la croissance des Insectes se sont bornés à préciser la position et le nombre des mues. Il importe que nous examinions, dans son ensemble, ce problème que nous n'avons encore traité que dans des cas particuliers.

Des règles qui permettent de prévoir les dimensions d'un Insecte à ses différents stades larvaires ont été proposées à plusieurs reprises, comme je l'ai signalé dans l'historique qui ouvre ce chapitre. Pour nous faire une opinion à leur sujet, les données numériques ne manquent pas. PRZIBRAM (1922 et 1927), BODENHEIMER (1927), CALVERT (1929) en ont rassemblé un grand nombre. Beaucoup d'autres, dont certaines sont, nous le verrons, assez intéressantes, sont éparses dans des travaux anatomiques, systématiques ou éthologiques. Enfin, TITSCHACK et moi-même avons apporté à la question une contribution expérimentale. Ces données, si nombreuses,

(1) C'est ce que l'on observe très facilement en suivant la croissance des organes génitaux des larves de Coréthre.

demandent à être interprétées avec d'autant plus de précautions que ceux-mêmes qui sont partisans des règles dont il s'agit de vérifier le bien-fondé, ne sont pas tout à fait d'accord sur leur énoncé.

À l'origine, il ne s'agissait que d'une constatation empirique : DYAR observe que les longueurs homologues successives d'une larve d'Insecte représentent les termes d'une progression géométrique, dont la raison peut varier avec l'espèce et le sexe. Le chiffre 1,25 est assez fréquent, mais des raisons plus élevées atteignant ou dépassant 1,5 ne sont pas non plus très rares.

Nous savons, d'autre part, que PRZIBRAM (1912, 1922, 1930), admet que la raison de la progression est toujours $\sqrt[3]{2}$, soit pratiquement 1,26, mais que parfois certains termes de celle-ci peuvent faire défaut. BODENHEIMER (1927) confirme par l'examen de nombreuses espèces les conclusions de PRZIBRAM.

Une règle de la croissance des Arthropodes, assez différente des précédentes, a été proposée par E. FISCHER (1920), qui a étudié des larves de plusieurs espèces d'*Argynnis*. Selon cet auteur, la longueur d'une larve à un stade donné serait égale à la somme des longueurs des larves des deux stades précédents. Il est facile de voir que la série de Fibonacci ainsi calculée ne diffère pratiquement pas, à partir du troisième terme, d'une progression géométrique de raison 1,62, et que, par conséquent, cette nouvelle règle de la croissance est un cas particulier de la loi de DYAR (1).

Chacune des règles que nous venons d'énoncer se vérifie de façon très satisfaisante sur un certain nombre d'espèces et beaucoup moins bien sur d'autres. La plus employée à l'heure actuelle, celle de PRZIBRAM, s'applique de façon si heureuse à des espèces si diverses, qu'il semble raisonnable de voir dans cette concordance beaucoup plus qu'une simple coïncidence. Mais elle n'a cependant pas une valeur aussi générale que celle que son auteur lui attribue et les efforts de BODENHEIMER, qui en toutes circonstances veut retrouver le nombre 1,26, risquent de compromettre plus qu'il ne la justifient la confiance qu'on peut avoir en l'existence d'une règle unique pour tous les Insectes. Nous verrons dans un instant pourquoi certaines de ses interprétations sont actuellement inacceptables.

Le nombre $\sqrt[3]{2}$ ne joue pas ici un rôle spécial et, parmi les espèces dont la croissance est la plus régulière, il en est dont les stades successifs s'ordonnent en une série dont la raison n'est aucun des trois coefficients 1,26 ; 1,59 et 2, qu'adoptent PRZIBRAM et son école. Voici, par exemple, les lon-

(1) La série de Fibonacci est employée depuis longtemps par les Botanistes dans l'étude de la phyllotaxie (règle de BROWN et SCHIMPER). Son identité pratique avec la série de DYAR a déjà été signalée par PRZIBRAM (1929).

guez moyennes successives des Notonectes d'un élevage particulièrement homogène : 2,9 ; 4,3 ; 5,9 ; 8,8 ; 12 et 15 millimètres. On voit que, pendant toute la vie larvaire, la longueur fait un peu plus que doubler toutes les deux mues, le rapport des longueurs mesurées lors d'un stade et lors de l'avant-dernier stade étant pour I-III, 2,04 ; II-IV, 2,04 ; III-V, 2,03. Cette extrême régularité est évidemment le fait d'un hasard favorable car, d'un stade au suivant, les chiffres se montrent plus variables. On calcule, en effet, pour le rapport de la longueur d'une larve à sa longueur au stade précédent, 1,48 ; 1,37 ; 1,49 ; 1,36. L'accroissement moyen 1,43 est, on le voit, beaucoup plus près de $\sqrt[3]{2}$ que de $\sqrt{2}$. Nous retrouverons, par contre, le chiffre 1,26, pour l'accroissement qui se produit à la mue imaginale où la larve passe de 12 à 15 millimètres ; et le poids qui jusqu'à ce moment triplait approximativement d'une mue à la suivante, ne fait plus que doubler (1). Mes mensurations ne font d'ailleurs que préciser des constatations antérieures faites incidemment par HOPPE (1911), et qu'à ma connaissance personne n'a relevées. Chez une forme peu éloignée de la précédente, *Plea minutissima* Leach, il semble au contraire, d'après les mesures de WEFELSCHIED, qu'à chaque mue ne se produise qu'un doublement de poids. Nous retrouvons, par contre, avec une parfaite netteté, un doublement de la longueur toutes les deux mues chez des espèces sans rapport aucun avec les Notonectes. Citons seulement un Lépidoptère, *Halisidota harrisii* Walch, étudié autrefois par DYAR et une Araignée, *Nephila madagascariensis*, élevée récemment par BONNET ; chez celle-ci la longueur augmente à chaque mue d'environ 45 pour 100 jusqu'au huitième stade ; puis l'accroissement diminue d'importance.

Si je viens d'examiner avec quelque détail le cas des Notonectes et de chercher dans un groupe d'Arthropodes tout différent un autre exemple de triplement de poids à chaque mue, ce n'est pas que j'attribue une importance particulière à la valeur de la raison qui caractérise la croissance de ces deux animaux, mais bien au contraire pour montrer qu'aucun nombre ne jouit de propriétés exceptionnelles.

L'application à tous les cas d'une même progression géométrique, soulève, par ailleurs, des difficultés d'un autre ordre. Les proportions de certaines parties du corps changent chez beaucoup d'Insectes au cours de la croissance. Si comme l'a fait BODENHEIMER, on veut faire croître chacune de ces parties suivant une progression géométrique de raison 1,26, on peut

(1) PRZIBRAM, utilisant récemment quelques chiffres que j'avais publiés sur la Notonecte, a commis une erreur due justement à un emploi illégitime de sa règle de croissance. Les larves dont je comparais les ommatidies mesuraient 4, 9 et 13 mm. et appartenaient aux stades II, IV et V. PRZIBRAM les a placées dans les stades I, IV et V.

être conduit à une représentation de la croissance dont la complexité ne répond à aucune réalité (1). Si l'on consent, au contraire, à se laisser guider par les faits, et si l'on calcule les raisons de diverses progressions d'après les données expérimentales relatives à chacune des parties du corps, le résultat est à la fois plus simple et plus exact. Le deuxième chapitre de ce travail contient tant de preuves de cette allégation que nous n'insisterons pas davantage ici sur cet aspect de la croissance linéaire des Insectes.

Nous devons conclure de tout ce que nous venons de dire que, malgré le nombre impressionnant d'espèces chez qui la règle de PRZIBRAM se vérifie de façon très convenable, on doit lui préférer la règle de DYAR, dont elle ne représente, d'ailleurs, qu'un cas particulier. On doit toutefois admettre, avec PRZIBRAM et avec BODENHEIMER, que certains termes de la série peuvent faire défaut, une ou deux mues consécutives pouvant être omises.

Présentée ainsi, la règle de DYAR permet de décrire correctement la croissance d'un grand nombre d'Arthropodes. Mais il reste des exceptions qu'on ne doit pas négliger. Certaines peuvent être considérées comme pathologiques : nous savons que, même chez une espèce où la règle se vérifie parfaitement pour les individus normaux, une alimentation défectueuse peut troubler suffisamment la croissance pour qu'aucune relation n'apparaisse plus entre la taille et la mue. En dehors de cette circonstance exceptionnelle, en ne comparant que des individus normaux, on rencontre des espèces où aucune règle précise ne se manifeste encore.

Il existe enfin un phénomène, qui semble assez fréquent, bien que ses manifestations soient encore mal précisées et qui, là où il existe, interdit à la règle de DYAR d'être rigoureusement observée. Chez les Décapodes dont on a suivi la croissance, on a observé que chez les animaux de grande taille qui continuent à muer, l'accroissement de longueur à chaque mue est proportionnellement très minime (2). Chez le Homard américain, par exemple, pour qui la chute du taux de croissance est assez progressive, les stades de doublement successifs sont, à partir de l'origine, les stades : 4, 8, 12, 16, 22 et 32. Avec une netteté moins grande, presque toutes les espèces d'Arthropodes où le nombre de mues est suffisamment élevé, montrent le même phénomène. Plusieurs de celles qu'on cite d'ordinaire en exemple pour justifier la règle de PRZIBRAM, sont dans ce cas. On peut donc admettre au total que la règle de DYAR s'applique assez correctement à beaucoup de développements ne comportant qu'un petit nombre de stades, ou au début des croissances qui en demandent un grand nombre.

(1) Voir par exemple le cas de *Schizocera peregrina* (BODENHEIMER, p. 34).

(2) Le fait n'est cependant pas général. J'ai vu une *Mata* doubler ses dimensions linéaires, lors d'une mue qui la conduisait à une taille la classant parmi les gros spécimens de l'espèce.

Quelle explication donner de cette règle qui, malgré les exceptions que l'on y rencontre et malgré les restrictions que nous venons d'y faire, est assez générale pour qu'on doive lui chercher un sens ? La seule interprétation qui ait été tentée jusqu'à présent est celle que PRZIBRAM a proposée pour les animaux qui obéissent à la règle qu'il a formulée. Bien que cette explication ne soit pas complètement satisfaisante et qu'il ait lui-même renoncé à en faire usage, je l'examinerai ici, faute d'une autre plus rigoureuse. Si le poids double entre deux mues, et si la taille des cellules reste constante, à chaque stade le nombre des cellules sera, en moyenne, le double de ce qu'il était au stade précédent. PRZIBRAM suppose que la multiplication des cellules n'a lieu qu'aux environs de la mue, à laquelle elle est assez étroitement liée. Cette interprétation, séduisante à divers égards, offre des difficultés très sérieuses. Certaines cellules, les unes communes à tous les Arthropodes, les autres spéciales à tel ou tel groupe, croissent sans se diviser, et beaucoup d'autres peuvent au contraire se multiplier à toute période de la vie. Ce qui n'est pas vrai pour tous les éléments pourrait cependant l'être pour la majorité d'entre eux. Nous ne disposons que de peu de données sur cette question, mais les recherches de MILLOT ont montré que chez les Araignées, l'activité mitotique était limitée au moment de la mue et qu'elle se manifestait alors simultanément avec une rare intensité dans la plupart des tissus ; entre les mues ne s'observent que des figures d'amitose. De telles constatations apportent un sérieux appui à l'hypothèse de PRZIBRAM ; mais, par contre, toutes les observations que nous avons faites dans ce chapitre sur les relations entre croissance et mue chez les animaux mal nourris, ne lui sont pas favorables. Aussi bien me paraît-il inutile, dans l'état actuel de nos connaissances, de nous attarder davantage sur ce sujet.

III. — Conclusions

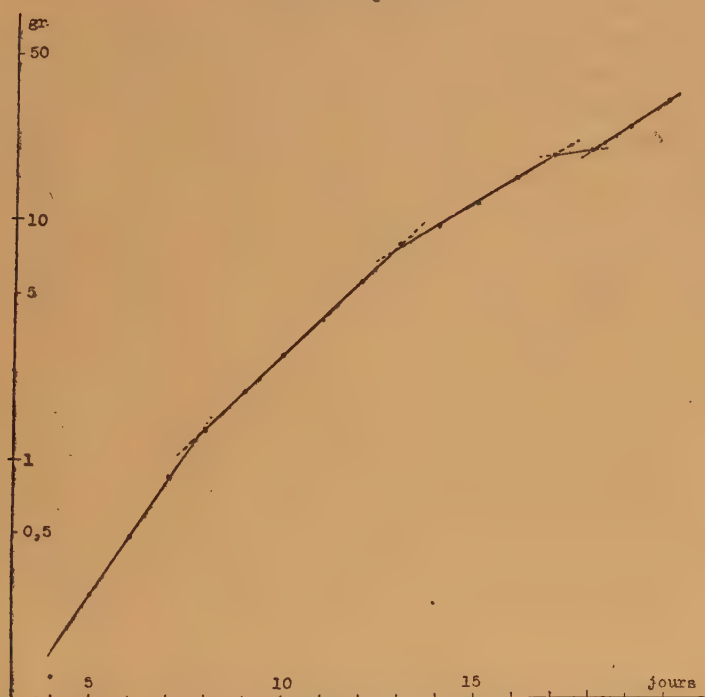
Nous connaissons à présent les caractères les plus saillants de la croissance des Insectes. Nous savons les retrouver chez certaines formes qui semblent à première vue ne pas leur obéir. Il nous faut maintenant, pour conclure notre étude, résumer les règles auxquelles obéit cette croissance et les comparer à celles que l'on a reconnues valables pour d'autres animaux.

La croissance du squelette d'un Insecte, qui conditionne celle de ses diverses dimensions linéaires, n'a lieu en principe qu'au moment de la mue. Certaines larves à téguments minces peuvent cependant s'allonger beaucoup dans l'intervalle de deux mues. Mais, même chez ces larves,

certaines pièces résistantes du squelette ne peuvent changer de dimensions qu'au moment d'une mue. Dans tous les cas, des discontinuités des dimensions linéaires, plus ou moins marquées, jalonnent la croissance.

La croissance pondérale, au contraire, est continue ou peu s'en faut. Les Arthropodes aquatiques semblent faire exception à cette règle, mais

GRAPHIQUE 17



Croissance du Poulet, d'après BRONDY

Logarithme du poids en fonction du temps.

il s'agit d'un processus secondaire, témoignant simplement de la discontinuité de la croissance linéaire, qui, surajouté au phénomène principal, n'en altère en rien la nature. La courbe de croissance pondérale considérée dans son ensemble a, pour les Insectes sans métamorphose, une forme en S irrégulière. Les faits sont plus complexes pour les Insectes à métamorphose, celle-ci introduisant dans la courbe un accident qui en change définitivement l'allure. Dans un cas comme dans l'autre, la courbe de croissance est subdivisée en cycles par les mues, chacune de celles-ci correspondant à une perte de poids. Les mues pouvant, suivant les circonstances, se produire chez des larves de poids assez variables, ni la longueur, ni même

dans certains cas, le nombre de ces cycles, ne sont rigoureusement déterminés.

Il convient maintenant de comparer aux caractères de la croissance des Arthropodes ceux que l'on a pu reconnaître chez d'autres Métazoaires. Nous ne possédons, jusqu'à présent, de données suffisantes que pour les Vertébrés et c'est d'eux seuls qu'il va être question.

Leurs courbes de croissance ont été souvent analysées et je ne peux songer à passer en revue, même sommairement, ces divers travaux (1). Les seuls qui peuvent nous intéresser ici sont récents. En 1927 en effet, BRODY, SCHMALHAUSEN et moi-même arrivions de façon indépendante à des conceptions qui, malgré leurs très notables divergences, s'accordent sur l'essentiel. Comme dans la comparaison que nous voulons faire les détails n'importent guère, nous pouvons, en faisant abstraction de leurs différences, énoncer une conclusion commune à l'ensemble de ces travaux, qui tiendra compte en même temps des données plus récentes de L'HÉRITIER et de L'HÉRITIER et TEISSIER.

La croissance d'un Vertébré ne suit pas un cours régulier, mais comporte au contraire des stades critiques où le taux de croissance présente de brusques variations qu'il est légitime de considérer comme des discontinuités. Des points anguleux, correspondant à ces discontinuités, découpent en une série de segments la courbe poids-temps, et, suivant les circonstances ou suivant les caractéristiques individuelles, peuvent, pour les divers représentants d'une même espèce, se placer assez diversement. Ni la longueur, ni même parfois le nombre des segments ne sont rigoureusement déterminés.

Ces caractéristiques de la croissance des Vertébrés apparaissent de façon particulièrement nette si l'on emploie, dans la construction des courbes, un des deux systèmes de coordonnées, logarithme du poids-temps (BRODY) ou racine cubique du poids-temps (TEISSIER et L'HÉRITIER). Les graphiques 17 et 18 empruntés, le premier à BRODY, le second à L'HÉRITIER, donnent, à titre d'exemple la courbe de croissance de l'embryon de Poulet et le début de la croissance post-embryonnaire de la Souris. On y voit de la façon la plus nette les caractères que nous venons d'énoncer.

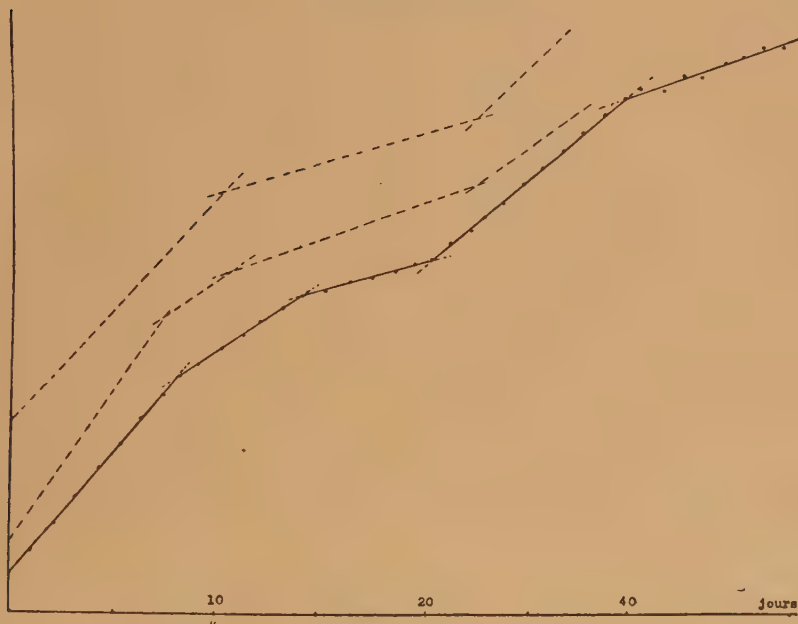
Rappelons enfin quelques faits trop connus pour qu'il soit utile de les examiner en détail. Chez un Vertébré supérieur, l'état adulte correspond à une taille assez définie qui, à l'intérieur d'une même race, ne varie que dans des limites peu étendues. La courbe de croissance correspondante

(1) On trouvera tous les documents nécessaires dans FAURÉ-FRÉMIET (1925), BRODY (1926), SALLER (1927), TEISSIER (1928).

a une forme en S irrégulière, le poids maximum étant atteint de façon asymptotique.

La taille adulte est, au contraire, assez mal définie pour beaucoup de Vertébrés inférieurs qui peuvent croître, lentement d'ailleurs, longtemps après la maturité sexuelle. La courbe de croissance a, dans ce cas encore, une forme en S, mais l'asymptote supérieure, plus ou moins inclinée

GRAPHIQUE 18



Croissance de la Souris d'après L'HÉRITIER

Courbes individuelles. Racine cubique du poids en fonction du temps.

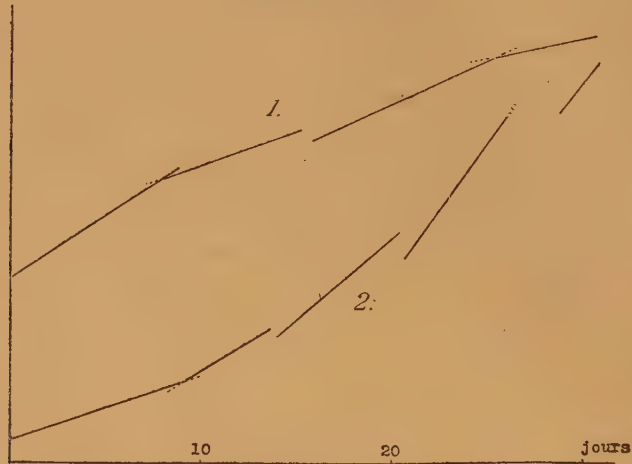
sur l'horizontale, permet, en principe tout au moins, une croissance illimitée

Chez les Batraciens enfin, la métamorphose introduit dans la courbe de croissance un accident important, en faisant succéder à une croissance rapide une chute de poids très brutale, que compense, semble-t-il, une croissance très intense de l'animal qui vient de revêtir sa forme définitive.

Qu'on veuille bien maintenant rapprocher de ces caractères de la croissance des Vertébrés, ceux que nous avons dégagés de notre étude de la croissance des Arthropodes et l'on verra apparaître les analogies profondes des lois qui régissent la croissance pondérale de ces deux groupes animaux. Une même forme globale des courbes se retrouve chez le Vertébré et chez

l'Arthropode, que les comparaisons portent sur deux animaux sans métamorphose ou au contraire sur deux animaux à métamorphose. Les courbes se décomposent de la même façon en segments plus simples, les mues correspondant aux points de discontinuité de la courbe des Mammifères. Enfin, ces segments ont des formes très semblables, comme on peut le voir sur le graphique 19, où j'ai construit dans le système de coordonnées racine

GRAPHIQUE 19



Croissance de la Souris (L'HÉRITIER) et du Ver à soie (LUCIANI et LO MONACO)

1. Souris ; 2. Ver à soie. Racine cubique du poids en fonction du temps.

cubique du poids-temps, une courbe empruntée à L'HÉRITIER représentant la croissance d'une Souris, et une deuxième courbe empruntée à LUCIANI et LO MONACO représentant la croissance du Ver à soie. La croissance pondérale des Vertébrés et celle des Arthropodes reconnaissent donc les mêmes lois.

Pour la croissance linéaire il en va tout autrement et les Arthropodes se singularisent, parmi tous les autres groupes animaux, par la discontinuité de leur croissance en volume, conséquence nécessaire de la nature de leur squelette.

RÉSUMÉ

L'accroissement en poids et l'accroissement en longueur des Arthropodes obéissent à des règles très dissemblables. La croissance pondérale ne diffère par aucun caractère important de celle que l'on rencontre dans

d'autres groupes, tandis que la croissance linéaire, essentiellement discontinue, s'oppose à celle de la plupart des autres Métazoaires.

Les faits sont particulièrement explicites chez certains Insectes inférieurs comme *Dixippus morosus*. La longueur de l'animal tout entier et celle de ses différents segments augmentent à chaque mue d'environ 25 pour 100 et restent tout à fait constantes dans l'intervalle de deux mues. Le poids n'augmente qu'entre les mues et diminue, au contraire, dans les heures qui précèdent et qui suivent chacune de celles-ci. Si la larve est mal nourrie, l'accroissement en longueur et l'accroissement en poids sont inégalement affectés, le Dixippe pouvant, lors d'une mue, accroître ses dimensions linéaires sans augmenter de poids.

La croissance d'un Arthropode à téguments mous, d'une larve de *Galleria mellonella* par exemple, est, à première vue, très différente de la précédente. Cette différence porte d'ailleurs beaucoup moins sur la croissance pondérale, où l'on retrouve la chute de poids qui accompagne chacune des mues, que sur la croissance linéaire qui semble continue. Cependant, si les téguments restent dans leur ensemble assez extensibles pour permettre un allongement très appréciable de la larve dans l'intervalle de deux mues, certaines de leurs parties, plus fortement chitinisées, ne s'accroissent qu'au moment de la mue et se comportent exactement comme les diverses pièces du squelette d'un Dixippe.

La larve de *Tenebrio molitor* a un grand nombre de mues, dont chacune est marquée par une chute de poids très notable. D'une mue à la suivante, l'accroissement de poids est relativement faible. Lorsque les animaux sont mal nourris, la croissance pondérale peut se ralentir, s'arrêter ou même faire place à une lente diminution de poids, sans qu'ils cessent de muer. Un résultat semblable s'obtient en plaçant les larves à une température supérieure de quelques degrés à l'optimum thermique. Les pièces du squelette les plus fortement chitinisées, celles qui revêtent la tête par exemple, s'accroissent de façon discontinue ; chez les animaux dont la croissance pondérale est arrêtée, la croissance linéaire se ralentit et peut même cesser complètement, les exuvies successives abandonnées par une larve pouvant être à peu près identiques. Les accidents des courbes de croissance individuelle sont trop variables, suivant les circonstances et suivant les larves, pour pouvoir se marquer sur les courbes de croissance moyenne, dont l'aspect est tout à fait différent. Celles que l'on peut construire en étudiant un lot homogène de larves placées dans des conditions déterminées, ont une forme très régulière. Si l'on veut en donner une expression analytique, on peut les décomposer assez exactement en trois arcs d'exponentielles ou de cubiques.

La croissance des Arthropodes aquatiques demande une étude parti-

culière. L'accroissement de volume qui marque chacune des mues, plus ou moins important suivant la nature des téguments, est corrélatif d'une absorption d'eau qui se traduit par un accroissement brusque de poids : une Notonecte double de poids en quelques minutes, à chacune de ses mues. Ce phénomène explique plusieurs particularités des Arthropodes aquatiques, qui manifestent par un accroissement de poids, sans rapport avec l'accroissement des substances organiques, la discontinuité de leur croissance linéaire.

La quantité de chitine abandonnée par un Arthropode au moment de la mue est souvent proportionnelle au poids du corps (Notonecte, Crabes) ; chez certaines formes cependant, comme le *Tenebrio molitor*, elle croît très sensiblement moins vite que celui-ci, suivant une loi régulière semblable à celles que nous étudierons dans le chapitre suivant.

L'étude des espèces qui viennent d'être examinées et celle d'autres formes qu'ont faite différents auteurs, montre que, malgré certaines apparences, la croissance pondérale est toujours continue et la croissance linéaire toujours discontinue. Les mues qui conditionnent la croissance linéaire, se marquent sur la courbe pondérale par des arrêts ou des ralentissements de la croissance et la décomposent en tronçons. Ni leur place, ni même parfois leur nombre ne sont rigoureusement déterminés.

Quel que puisse être son rôle physiologique, la mue est, avant tout, conformément à la conception classique, un phénomène de croissance. Des règles, très fréquemment vérifiées, mais dont la signification est obscure (règles de DYAR et de PRZIBRAM), permettent dans bien des circonstances de prévoir la place et le nombre des mues. Elles tombent en défaut dans les développements anormaux et dans un certain nombre de développements normaux.

Les caractères de la croissance des Arthropodes, qui ressortent de cette étude, peuvent être utilement comparés à ceux que des recherches récentes ont mis en évidence chez les Vertébrés. On doit conclure de cette comparaison que la croissance pondérale des Arthropodes et celle des Vertébrés reconnaissent les mêmes lois.

CHAPITRE II

DYSHARMONIES DE CROISSANCE CHEZ LES INSECTES

Le mode de croissance le plus simple que l'on puisse concevoir est celui par lequel un organisme augmenterait ses dimensions sans changer de forme ni de structure. Mais, dans la réalité, jamais l'adulte n'est un simple agrandissement du jeune et aucun animal ne croît en restant exactement semblable à lui-même. Pris dans son sens strict, ce mode de croissance où la morphogénèse ne joue aucun rôle, et que l'on peut qualifier d'*harmonique*, n'est guère qu'une abstraction. Du point de vue pratique, au contraire, il représente un cas limite dont se rapprochent plus ou moins, suivant les espèces et suivant les stades du développement, les divers êtres vivants.

En particulier, chez beaucoup d'organismes, il existe une période plus ou moins longue de la vie, durant laquelle, tandis que se produit un accroissement important de la masse et des dimensions linéaires, la forme et l'organisation ne changent qu'assez peu. Ce sera, par exemple, le cas de la phase larvaire de la plupart des Insectes, ou bien, chez les Crustacés supérieurs libres, la période qui suit la métamorphose. Lorsque toute la morphologie de l'organisme est remaniée, comme il arrive dans un développement embryonnaire, il peut être très malaisé de trouver une commune mesure pour les stades successifs. Lorsque, au contraire, la morphologie varie peu, il est facile, en les rapportant à celles des parties de l'être qui définissent le plus exactement sa forme, de distinguer les organes qui croissent plus vite ou moins vite que ne le voudrait une croissance exactement harmonique. Dans ce cas, si la structure de l'organisme étudié se prête aux mensurations exactes, il est souvent possible de chiffrer de façon précise ces écarts à la simple proportionnalité. C'est à l'étude quantitative de quelques-unes de ces *dysharmonies* (1) qu'est consacré ce chapitre.

Les exemples que nous aurons à examiner sont relatifs à des espèces variées et portent sur des organes très différents les uns des autres, qui n'ont de commun que leur croissance dysharmonique. L'intérêt propre de ces

(1) Le terme *dysharmonie* est dû à CHAMPY ; il est beaucoup plus employé que le terme synonyme *hétérogonie*, dû à PÉZARD.

dysharmonies est très inégal. Certaines ne représentent guère plus que des retouches légères à une forme presque invariable, tandis que d'autres affectent profondément la structure d'organes essentiels. Cependant nous retrouverons dans tous les cas étudiés la même loi de croissance. Sans prétendre, ce qui serait imprudent et probablement inexact, que chez les Insectes, il n'existe pas d'organe croissant suivant une loi plus complexe, je m'attacherai seulement dans ce travail à l'étude des cas les plus simples et à l'analyse de la règle commune à laquelle ils semblent obéir.

Dans le chapitre précédent nous avons réussi à retrouver, sous l'extrême diversité des courbes de croissance, des règles qui semblent s'appliquer à la plupart des organismes. Il en est de même ici et la règle commune à la croissance d'organes très variés à laquelle il vient d'être fait allusion et que j'appellerai désormais *loi de dysharmonie*, peut être retrouvée dans les groupes les plus divers et doit pouvoir servir de guide pour l'étude de la croissance de tous les organes.

C'est à ce titre surtout que l'étude des dysharmonies est intéressante. Les morphogénèses des divers organismes sont trop complexes et trop différentes les unes des autres pour pouvoir obéir à d'autres règles communes qu'à des lois élémentaires, impossibles à déceler lors d'un remaniement important, mais vraisemblablement explicites lors des changements très minimes qui s'observent dans certaines croissances presque harmoniques. Établir que la loi de dysharmonie doit être une de ces lois élémentaires de la croissance sera un des buts essentiels de ce chapitre.

HISTORIQUE

Il n'est pas facile de donner un historique logique et complet de la notion de croissance dysharmonique. Ses origines sont multiples et il est aussi malaisé de faire parmi les données anciennes un tri judicieux, que d'attribuer à chacun des auteurs récents la part exacte qui lui revient dans l'établissement des notions dont nous aurons à nous servir.

Un exposé chronologique risquant fort d'être confus, j'examinerai successivement les différents aspects de la question.

En premier lieu, nous devons nous occuper des faits relatifs à la croissance des organes. Pratiquement, la question a été surtout étudiée pour les principaux viscères des Vertébrés et particulièrement des Mammifères. Les chiffres publiés sur ce sujet sont très nombreux, mais ont rarement été interprétés. L'examen des résultats de ces études serait pour nous d'un médiocre intérêt, d'autant que la plupart des faits constatés se

rapportant à des Vertébrés, ne semblent guère susceptibles d'extension aux Arthropodes. Il nous suffira simplement de donner un certain nombre d'exemples, choisis en raison de leur précision particulière ou encore en raison de l'intérêt des formules qui les traduisent.

Une des espèces les plus consciencieusement et les plus complètement étudiées a été le Rat, qui a été mesuré et pesé de toutes les façons imaginables, principalement par DONALDSON et par HATAÏ. Leurs résultats, consignés en un volume spécial, ont été résumés assez longuement par FAURÉ-FRÉMIET. Les formules empiriques proposées pour traduire les relations existant entre le poids d'un organe et le poids du corps sont généralement compliquées; parfois deux ou trois relations différentes doivent être employées successivement. Utilisables à la rigueur pour l'interpolation, ces formules ne paraissent susceptibles d'aucune interprétation théorique et ne parlent même guère à l'esprit. Pour traduire par exemple le poids R de la rate en fonction du poids X du corps, on écrit :

$$R = aX + b \log X + c$$

le poids P du poumon s'exprime par :

$$P = a(X + d) + b \log (X + d) + c$$

et celui de l'ovaire ne peut être calculé que par l'emploi successif de trois équations linéaires.

Les données de HATAÏ et de DONALDSON sont assurément les meilleures dont on dispose à l'heure actuelle, mais les formules qui les traduisent peuvent très souvent, comme nous le verrons plus loin, être remplacées par des expressions plus simples et plus intelligibles.

Je laisserai de côté d'autres travaux qui ne nous apprendraient rien de plus que ceux que nous venons de citer et j'arrive aux recherches assez récentes de BRODY (1926).

BRODY et ses collaborateurs, au cours de leurs très importantes recherches sur la croissance des animaux domestiques, étudièrent en particulier plusieurs races de Vaches. Leurs mensurations leur montrèrent que, dans cette espèce, la plupart des dimensions linéaires sont liées au poids P de l'animal, par des relations de la forme :

$$l = KP^\alpha$$

α pouvant varier de 0,2 à 0,5, et que d'autre part, la surface de la peau mesurée directement s'exprimait par une relation de même type dans laquelle l'exposant α est égal à 0,56.

Je constatai à la même époque que l'œil composé des Insectes changeait de structure au cours de la croissance, le nombre et la dimension des ommatidies croissant simultanément. La surface d'une ommatidie est liée au poids du corps par une relation de la forme $s = KP^\alpha$, α étant pour la Blatte égal à $1/3$. Ignorant à cette date la note de HUXLEY dont je parlerai tout à l'heure, je rapprochai mes résultats des faits établis par CHAMPY, relativement aux dysharmonies des variants sexuels et des données classiques de DUBOIS et de LAPICQUE relatives au poids du cerveau des Mammifères, dont nous aurons à nous occuper dans un moment.

Dans les années qui suivirent, poursuivant mes recherches sur différents objets, j'établis qu'au cours de l'ovogénèse de plusieurs Coelentérés, le diamètre du noyau est lié à celui de l'ovocyte tout entier par une relation semblable à celle que nous venons de rencontrer (1927 et 1929), et montrai que la même loi s'applique à la croissance des cellules nerveuses des Mammifères (Porc). J'étudiai ensuite la dysharmonie d'organes divers chez différents Insectes et Crustacés et arrivai enfin à la notion de dysharmonie biochimique qui sera étudiée dans un autre chapitre.

Dans ces dernières années, des formules du type $y = Kx^\alpha$ ont été appliquées de façon indépendante par différents auteurs à la croissance d'organismes très divers. Pour ne citer que les résultats les plus intéressants, NOMURA, puis SASAKI (1926) l'appliquèrent aux changements de forme progressifs de la coquille de différents Mollusques ; SASAKI, SCHAW, TAZELAAR, à des Crustacés, ; SCHMALHAUSEN (1927) à la croissance des organes de l'embryon de Poulet ; ROBB (1929) à celle du thymus du Lapin. On constatait en même temps (ROBB, TEISSIER) que les données classiques relatives au Rat ou à d'autres Vertébrés vérifiaient assez fréquemment la nouvelle formule. Souvent d'ailleurs, lorsque la croissance est de longue durée, une seule équation ne peut s'appliquer pendant la vie tout entière et l'on doit, pour traduire toute la croissance, donner aux constantes K et α deux ou trois valeurs successives.

On voit au total qu'une formule simple à deux paramètres supplante de plus en plus, dans l'étude de la croissance des organes, des formules plus complexes. C'est à elle qu'ont également abouti les recherches récentes relatives aux caractères sexuels secondaires que nous allons exposer maintenant.

L'étude de ce que CHAMPY a nommé le variant sexuel a fait faire à la notion de dysharmonie d'importants progrès. Dès 1918, en effet, PÉZARD, au cours de ses recherches sur la sexualité des Gallinacés, avait montré que la crête du Coq croissait d'abord parallèlement au reste du corps

puis plus vite que celui-ci : sous l'influence de l'hormone testiculaire, la croissance, d'abord *isogonique*, devient *hétérogonique*.

En 1923, MORGAN, étudiant une série de Crabes de la même espèce et d'âges différents, montra que la largeur relative de l'abdomen variait avec la taille. Il exprima ses résultats par un tableau de corrélations et ne proposa aucune relation fonctionnelle entre la largeur de l'abdomen et celle du céphalothorax. Il interpréta ses résultats en admettant une variation graduelle du type femelle vers le type mâle.

HUXLEY reprenant peu après (1924) les chiffres de MORGAN, ne voit dans ce phénomène que l'indice d'un ralentissement local de la croissance, d'une hétérogonie comparable à celle qu'avait décrite antérieurement PÉZARD.

Ni PÉZARD, ni HUXLEY dans cette première note, n'avaient cherché de relations fonctionnelles entre la croissance de l'organe hétérogonique et celle du corps tout entier. Quelques mois plus tard, HUXLEY, étudiant la croissance de la pince d'*Uca pugnax*, montra qu'elle était bien représentée par la formule $y = Kx^a$, y étant le poids de la pince et x celui du reste du corps.

Vers la même époque et de façon indépendante, CHAMPY, faisant une étude d'ensemble des caractères sexuels secondaires dans tout le règne animal, montra la généralité des phénomènes décrits par PÉZARD. L'examen d'un grand nombre d'espèces appartenant soit aux Arthropodes, soit aux Vertébrés, lui montra que toujours le variant sexuel, quelle que fût sa nature morphologique ou histologique, croissait plus vite que le reste du corps. L'étude qualitative très poussée qu'il fit de ces diverses dysharmonies, le conduisit à les classer en trois groupes, différents dans leur nature, mais analogues dans leurs manifestations extérieures :

1° Au cours de l'évolution ontogénique de tous les individus d'une même espèce et d'un même sexe, certains organes dont la forme ou les dimensions sont des caractères sexuels secondaires, manifestent une *dysharmonie de croissance*.

2° Lorsque dans une même espèce existent des caractères sexuels secondaires, ces caractères sont d'autant plus développés chez l'adulte que cet adulte est plus grand. Ce phénomène, particulièrement évident chez plusieurs familles de Coléoptères, est une *dysharmonie de taille*.

3° Dans certains cas, les caractères sexuels secondaires peuvent régresser lorsque l'animal adulte est mal nourri ; c'est une *dysharmonie de nutrition*. Ce troisième type de dysharmonie, qui ne peut s'observer chez les Arthropodes et qui est d'ailleurs d'une étude plus difficile que les précédents, ne nous intéressera pas ici.

L'étude quantitative du phénomène a été poussée beaucoup moins

loin par CHAMPY. Il proposa cependant, pour relier la taille de l'organe dysharmonique à celle du corps tout entier, une relation parabolique dont il donna une interprétation ingénieuse.

Trois ans plus tard (1927), HUXLEY, reprenant la question, étendit à des cas très divers l'application de la formule qu'il avait proposée. Il montra, en outre, que, dans certains cas, une seule courbe ne peut représenter le phénomène et que deux ou trois équations du même type doivent être employées successivement.

J'ai moi-même eu l'occasion de reprendre un peu plus tard l'étude d'un exemple classique, *Lucanus cervus* (1928).

Un travail tout récent de CHAMPY (1930) étend encore ses résultats sans apporter, d'ailleurs, d'idée nouvelle.

La formule de dysharmonie $y = Kx^\alpha$, qui, nous venons de le voir, s'emploie de plus en plus dans l'étude de la croissance, a été proposée, il y a longtemps déjà, comme solution d'un problème qui, depuis CUVIER, avait préoccupé plusieurs anatomistes. En 1897, DUBOIS, cherchant la relation existant entre le poids de l'encéphale d'un Mammifère et celui de son corps, compara des espèces voisines du point de vue systématique et de forme analogue, mais de taille différente. Il put montrer que, dans ces conditions, le poids de l'encéphale était proportionnel à la puissance 0,56 du poids du corps, la constante de proportionnalité dépendant du groupe étudié. Les chiffres qui justifiaient son affirmation, assez probants du reste, étaient malheureusement peu nombreux. En 1898, LAPICQUE reprit à son tour la question et, ayant rassemblé de très nombreuses données numériques, établit de façon définitive le bien-fondé des conceptions de DUBOIS. Il montra en outre que dans une espèce où l'adulte peut présenter des tailles très différentes, le poids de l'encéphale croît seulement comme la puissance 0,28 du poids du corps. Je citerai sans les résumer, car nous n'aurons pas à y faire allusion dans la suite : les applications des résultats précédents à l'étude de la régression de l'encéphale chez les animaux domestiques et à l'étude des différences sexuelles dans le poids du cerveau ; l'extension aux Oiseaux des lois reconnues valables pour les Mammifères ; l'étude de l'influence de la grandeur de l'œil sur le poids de l'encéphale. Par contre, nous aurons à nous occuper des faits établis par LAPICQUE, touchant la loi de variation de la densité des éléments nerveux sur les surfaces sensibles, qui seront résumées le moment venu.

L'historique sommaire du problème des dysharmonies, que j'arrêterai

ici (1), diffère très sensiblement de ceux que l'on en donne habituellement. J'ai réuni en un même exposé des faits qui, d'ordinaire, sont l'objet de préoccupations bien distinctes et qui, soit par omission, soit pour des raisons que je ne puis imaginer, sont, le plus souvent, considérés comme étrangers les uns aux autres. J'ai dit tout à l'heure combien mon point de vue sur la question était différent. L'exposé qui va suivre montrera en particulier, je l'espère du moins, qu'aucun motif valable ne peut justifier qu'on oppose la croissance des variants sexuels à celle de n'importe quel autre organe.

Une formule mathématique simple et commode, mais à qui manque encore un fondement théorique solide, a permis, il y a déjà longtemps, d'exprimer les relations existant chez les Mammifères adultes entre le poids de l'encéphale et le poids du corps. Ce n'est que beaucoup plus récemment que plusieurs chercheurs se sont avisés, le plus souvent de façon indépendante, qu'une formule du même type pouvait, dans bien des circonstances, traduire correctement la croissance d'un organe ou d'une partie du corps, et, qu'en même temps d'autres auteurs ont songé à l'appliquer à l'étude des variants sexuels. Ces trois directions de recherches que j'ai dû exposer séparément dans l'historique qui précède, sont jusqu'à présent restées beaucoup trop distinctes. Personnellement cependant, dans des recherches dont une grande part va être exposée ici, et dont le début coïncide à peu près avec la généralisation récente de l'emploi des courbes puissance, je me suis efforcé de montrer l'unité de la loi formelle qui régit la croissance en prenant comme exemples des organes, des unités morphologiques d'ordre inférieur, des cellules et des constituants cellulaires extrêmement divers. On pourra juger dans ce chapitre et dans le suivant, de la validité de cette démonstration.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les dysharmonies des Insectes ont été l'objet de recherches excellentes dues à CHAMPY et à HUXLEY. Les modalités et l'extension du phénomène à l'intérieur de ce groupe sont actuellement bien connues, et il m'a paru inutile de reprendre la question du même point de vue que mes prédécesseurs. Ceux-ci se sont attachés surtout à l'étude des dysharmonies de taille des variants sexuels et n'ont, par conséquent, guère comparé que certains appendices d'Insectes parfaits choisis le plus souvent parmi les Holométaboles.

Dans le travail qui va être exposé, j'étudierai des dysharmonies de

(1) D'autres références portant sur des questions plus particulières. seront données quand il y aura lieu.

croissance portant sur des organes importants, indépendants de la sexualité.

J'ai cependant cru nécessaire de reprendre personnellement, au début de cette étude, l'examen d'un cas choisi parmi les plus classiques pour me rendre compte, par la comparaison d'un grand nombre d'exemplaires d'une même espèce, de l'importance des variations individuelles. Les *Lucanus cervus* mâles, dont les mandibules présentent une très forte dysharmonie, m'ont fourni un matériel commode qui se prête aisément aux pesées et aux mensurations. Par la même occasion, j'ai étudié quelques autres dysharmonies corrélatives de la dysharmonie principale qui, jusqu'alors, avait été la seule à attirer l'attention.

Je me suis attaché ensuite à l'étude des dysharmonies de croissance, et j'ai trouvé dans le *Dixippus morosus* un matériel d'étude particulièrement favorable. Les Insectes holométaboles sont moins commodes ; dans un cas cependant, *Tenebrio molitor*, j'ai pu reconnaître et étudier une dysharmonie qui intéresse la tête tout entière. Par ailleurs, l'étude d'un certain nombre de Crabes m'a fourni des faits si exactement parallèles à ceux que j'avais étudiés chez les Dixippes que j'ai cru devoir les exposer avec les précédents. J'ai enfin, sur des espèces plus variées, étudié des dysharmonies beaucoup plus générales qui portent sur les yeux et sur le système nerveux.

Les techniques mises en œuvre dans ces recherches, très simples pour la plupart, peuvent être dans certains cas d'un emploi assez délicat. Pour les Insectes volumineux, j'ai usé concurremment des pesées et des mensurations. Les formes plus petites ont été seulement mesurées. Suivant les cas, j'ai usé d'un double décimètre, d'une platine à chariot pourvue d'un vernier, d'un oculaire micrométrique à tambour. La précision de ces mesures, parfois excellente, laisse dans certains cas à désirer. La faute en est beaucoup moins à la technique employée qu'à l'imparfaite définition de l'objet à mesurer. Lorsque celui-ci est rigide et a une morphologie précise, les résultats sont généralement satisfaisants. Si, comme il arrive par exemple dans la mesure de certains ganglions nerveux, les limites de l'organe étudié sont moins nettes, les résultats sont nécessairement moins bons. Au surplus, chaque fois qu'un artifice approprié a permis de préciser les contours d'un organe, les résultats expérimentaux se sont rapprochés de la courbe d'interpolation. Ils ne laissent, par conséquent, guère d'hésitation sur la loi de croissance qu'il faut adopter. Il convient cependant, pour que celle-ci puisse être déterminée à une approximation convenable, que la croissance ait une ampleur suffisante, la droite d'interpolation se plaçant d'autant mieux qu'elle est plus longue.

J'indiquerai, quand il y aura lieu, les techniques particulières à l'étude de certains organes.

TRADUCTIONS GRAPHIQUE ET ANALYTIQUE
DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Les courbes traduisant les diverses dysharmonies morphologiques étudiées dans ce chapitre, qui figurent sur les graphiques 20 à 33, ont été construites en coordonnées logarithmiques.

L'emploi de ce mode de représentation est extrêmement commode dans toutes les recherches biométriques où les grandeurs qu'il s'agit de comparer interviennent moins par leur valeur absolue que par leurs proportions relatives. En particulier, dans l'étude d'une dysharmonie, ce qui importe, c'est bien moins la dimension d'un organe évaluée en millimètres, ou son poids évalué en milligrammes, que la fraction plus ou moins grande de la longueur totale ou du poids total qu'ils représentent. Aussi les coordonnées logarithmiques sont-elles employées depuis longtemps déjà dans l'étude des relations qui unissent les dimensions d'un organe à celle du corps tout entier.

Dès 1898, LAPICQUE en faisait usage dans ses recherches sur le poids de l'encéphale dans la série des Mammifères et signalait les avantages qu'elles présentent, pour ce problème, sur les coordonnées arithmétiques plus généralement employées. Malgré son importance, je ne développerai pas ici ce côté pratique de la question.

Indépendamment des considérations générales qui précèdent, d'autres raisons plus particulières justifient l'emploi que j'ai fait des coordonnées logarithmiques. Nous avons vu, dans l'historique de la question, que dans de très nombreuses circonstances, les grandeurs dysharmoniques y sont liées à la grandeur x adoptée comme variable principale par des lois de la forme $y = Kx^\alpha$. Une telle relation peut s'écrire

$$\log y = \alpha \log x + \log K$$

et se représentera par conséquent en coordonnées logarithmiques par une droite de pente α . Il est ainsi facile de voir si les résultats d'une série de mesures vérifient de façon suffisamment exacte une loi de dysharmonie. Nous verrons que dans les cas étudiés ici, comme dans la plupart de ceux qu'ont étudiés d'autres auteurs, la façon dont les points expérimentaux se placent sur la droite d'interpolation est aussi satisfaisante qu'il est raisonnable de l'escompter d'après la précision des mesures.

A la fin de ce chapitre, j'essaierai d'interpréter cet ajustement d'une fonction puissance à l'ensemble des chiffres qui résument l'étude d'une

dysharmonie. Mais avant d'aborder l'exposé des résultats de mes mesures, je préciserai la signification des deux paramètres K et α que renferme la loi de dysharmonie.

K est la mesure du variant dysharmonique lorsque la variable principale est égale à 1 et dépend, par conséquent, de l'unité choisie qui, ici, est toujours le millimètre ou le milligramme.

α , pente de la droite représentant la loi en coordonnées logarithmiques, ne dépend pas de l'unité choisie. Il est égal à 1 lorsque y croît proportionnellement à x , et que, par conséquent, la dysharmonie est nulle. Il est plus grand que 1 lorsque y croît plus vite que x , la dysharmonie pouvant dans ce cas être qualifiée de positive. Il est plus petit que 1 lorsque y croissant moins vite que x , elle peut être dite négative. La dysharmonie est d'autant plus forte que α s'écarte davantage de 1, dans un sens ou dans l'autre.

Je donnerai le plus souvent α avec deux décimales, mais j'indique ici, une fois pour toutes, que la deuxième décimale n'a le plus souvent que la valeur d'une indication assez imprécise.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

I. — Dysharmonies de *Lucanus cervus* mâle

Le *Lucanus cervus* L. fournit l'exemple de dysharmonie le plus frappant et le mieux connu. Il s'agit là d'une dysharmonie de taille portant sur les mandibules du mâle, qu'ont étudiée en particulier CHAMPY (1924) et HUXLEY (1927).

Si j'en ai repris l'examen, c'est à la fois pour évaluer l'importance des variations individuelles et pour déterminer les dysharmonies de la tête corrélatives de celles des mandibules. J'ai utilisé dans ce but une quarantaine de *Lucanes* mâles, et ne mentionnerai ici que les résultats relatifs à trente d'entre eux, capturés au Vésinet (S.-et-O.).

La forme des mandibules du mâle de cette espèce est trop compliquée et trop variable avec la taille, pour que des mesures de longueur pratiquées sur elles aient quelque signification. Les déterminations pondérales sont, par contre, faciles et sûres et n'ont d'autre inconvénient que de nécessiter le sacrifice de l'échantillon. Après dessiccation prolongée à l'étuve à 100°, les mandibules, les antennes, les pattes, les élytres et la tête étaient séparées et pesées. La longueur des élytres, la largeur de la tête et les dimensions de l'œil étaient également mesurées. Les résultats de ces

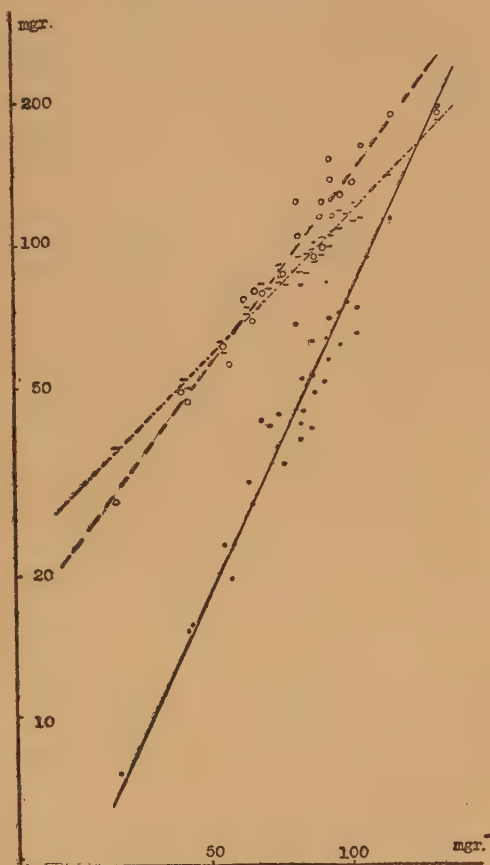
diverses déterminations sont traduits par le graphique 20 pour les mesures pondérales et par le graphique 21, pour les mesures linéaires.

Le premier montre que le poids sec des pattes reste proportionnel au poids des élytres, tandis que le poids des mandibules croît comme la puissance 2,0 et le poids de la tête comme la puissance 1,5 de ce dernier.

Voici quelques valeurs numériques relatives à quatre animaux de tailles variées. Les poids frais étaient approximativement 800, 1.600, 2.650 et 2.950 milligrammes ; les poids secs des élytres 32, 73, 105 et 157 milligrammes ; les poids secs des pattes 38, 82, 114 et 180 milligrammes ; les poids secs des mandibules 7,5 ; 34 ; 73 et 198 milligrammes ; les poids secs de la tête 28, 86, 162 et 195 milligrammes.

Le second graphique permet de constater que le diamètre moyen de l'œil est proportionnel à la longueur de l'élytre, tandis que la largeur maximum de la tête croît comme la puissance 2,0 de celle-ci. La dimension de l'œil est donc liée aux dimensions du corps de l'animal plutôt qu'à celles de sa tête. Les quatre *Lucanes* dont nous venons de parler avaient des élytres longues de 17, 21, 24 et 36 millimètres, une tête large de 7, 12, 15 et 19 millimètres, des yeux mesurant $1,3 \times 1$; $1,7 \times 1,1$; $1,8 \times 1,3$; $2 \times 1,6$ millimètres.

GRAPHIQUE 20



Dysharmonies de *Lucanus cervus* mâle

— poids sec des mandibules, ---- poids sec de la tête, poids sec des pattes, en fonction du poids sec des élytres. Coordonnées logarithmiques.

Les résultats qui viennent d'être énoncés sont assez nets pour qu'aucune incertitude ne puisse subsister quant à leur signification. Les lois de dysharmonie représentées par les diverses droites tracées sur les deux graphiques s'ajustent de façon suffisamment correcte aux résultats expé-

mentaux (1). Néanmoins, les écarts entre les courbes expérimentales et les points individuels sont assez importants. Pour les mesures pondérales, il ne peut s'agir d'erreurs expérimentales et ces écarts ne peuvent être attribués qu'aux variations individuelles. Il est vrai qu'ils ne portent pas nécessairement sur les dimensions superficielles des organes étudiés,

GRAPHIQUE 21



Dysharmonies de *Lucanus cervus* mâle

— largeur de la tête ;
----- diamètre de l'œil,
en fonction de la longueur
de l'élytre. Coordonnées
logarithmiques.

nous venons de dire, qu'ils doivent leur être de beaucoup inférieurs. Mais ici interviennent les erreurs expérimentales qui, dans les mesures linéaires,

(1) Je n'ai fait figurer dans cette étude que des animaux provenant d'une même station. On a prétendu en effet qu'il existait plusieurs races géographiques de *Lucanes*, différentes surtout par la morphologie des mandibules. L'examen d'un certain nombre d'individus de provenances diverses ne m'a pas paru corroborer cette opinion, mais je ne voudrais pas me montrer trop affirmatif sur ce sujet. Il est possible, d'autre part, que les individus de taille supérieure à la taille maximum que j'ai pu étudier n'obéissent plus aux règles reconnues valables pour les animaux sur lesquels ont porté mes mesures. L'examen très incomplet que j'ai pu faire de deux individus très volumineux d'origine inconnue, provenant d'une collection, me porte à le croire, mais une étude plus poussée reste nécessaire.

ne sont jamais négligeables. Dans le cas du Lucane, une mesure précise de l'œil est, faute de repère, fort difficile à obtenir ; la largeur de la tête, mieux définie, ne l'est cependant pas d'une façon parfaite. Malgré tout, à ces erreurs de mesure, se superpose évidemment une variabilité individuelle assez notable.

Je n'insisterai pas plus longtemps sur les dysharmonies des Lucanes, qui d'ailleurs, en tant que dysharmonies de taille d'un variant sexuel, ne nous intéressent qu'assez accessoirement. Au surplus, les faits observés sont trop semblables à ceux que l'on connaît par ailleurs, pour qu'il soit utile d'ajouter un commentaire à ce que nous avons dit en les énonçant.

D'autres dysharmonies nous retiendront plus longtemps.

II. — Dysharmonies de *Dixippus morosus*

Dixippus morosus Br. et R. se prête remarquablement aux recherches biométriques. Sa taille, sa forme, l'immobilité absolue dans laquelle il est facile de le plonger, sont autant de circonstances favorables à des mesures précises. Sa croissance est importante puisqu'à l'état adulte, il mesure cinq ou six fois la longueur qu'il avait avant la première mue. D'autre part, en profitant des différences individuelles, accentuées au besoin par un réglage convenable de la quantité de nourriture des animaux en expérience, on peut se procurer une série presque continue d'individus dont les tailles s'échelonnent entre 15 et 90 millimètres. Dans ces conditions, l'étude des dysharmonies permet d'aboutir à des résultats particulièrement nets.

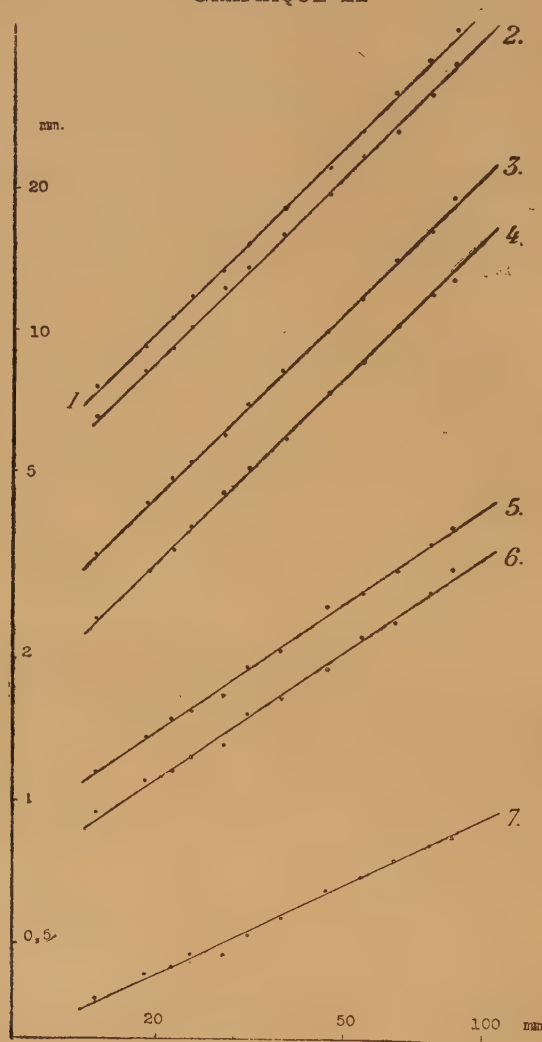
J'ai examiné une trentaine d'individus sur chacun desquels quinze mesures ont été effectuées. Je donne, à titre d'exemple, les résultats de six d'entre elles pour sept individus.

Long. totale.....	15	19	28	37	46	64	85	mm.
Long. de l'abdomen.....	7,5	9	13,5	18	22	32	43	mm.
Long. du prothorax	6,5	8	12,3	16	19,5	26,5	36,5	mm.
Long. de la tête..	1,15	1,35	1,65	2,1	2,6	3,1	3,8	mm.
Larg. de la tête..	0,95	1,1	1,3	1,65	1,9	2,4	3,15	mm.
Diam. de l'œil....	0,38	0,43	0,47	0,57	0,65	0,75	0,85	mm.

Les plus intéressantes de ces mesures ont été portées sur le graphique 22. On y voit que les divers segments du prothorax et de l'abdomen croissent proportionnellement à la longueur générale, tandis que la tête croît beau-

coup moins vite. Sa longueur et sa largeur restent proportionnelles et varient comme la puissance 0,71 de la longueur totale. L'œil croît encore

GRAPHIQUE 22



Dysharmonies de *Dixippus morosus*

Longueurs du prothorax (1), de l'abdomen (2), du premier segment du prothorax (3), du deuxième segment du prothorax (4), de la tête (5), largeur de la tête (6), diamètre de l'œil (7), en fonction de la longueur totale. Coordonnées logarithmiques.

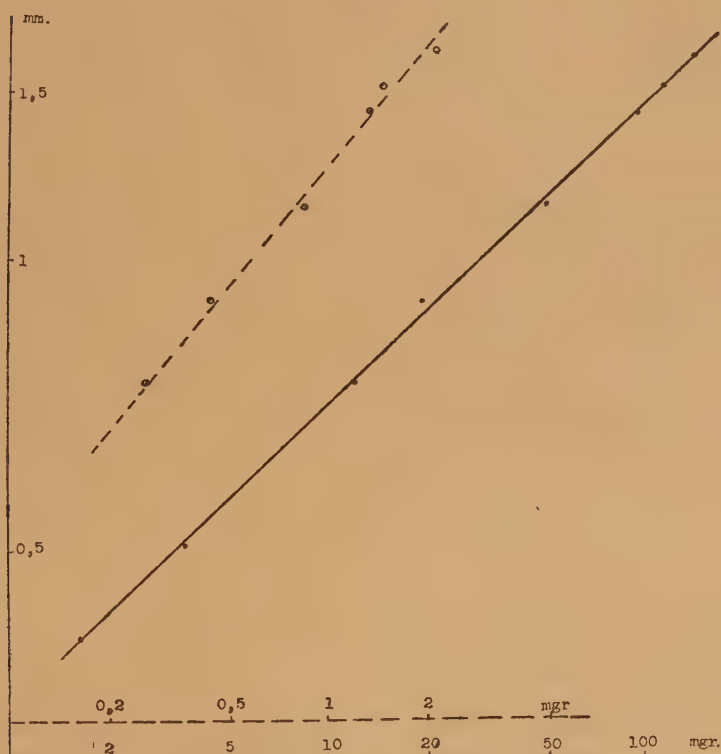
plus lentement et son diamètre, proportionnel à la puissance 0,48 de la longueur totale, ne varie donc que comme la puissance 0,68 de la longueur de la tête. On voit que l'œil est dysharmonique par rapport à la tête et

celle-ci dysharmonique par rapport au corps tout entier, ces deux dysharmonies négatives étant d'ailleurs sensiblement égales (1).

III. — Dysharmonies de *Tenebrio molitor*

La tête de la larve de *Tenebrio molitor* montre au cours de la croissance une dysharmonie très régulière, mais si faible qu'elle ne peut être décelée

GRAPHIQUE 23



Dysharmonies de *Tenebrio molitor*

Écartement des antennes : ——— en fonction de la racine cubique du poids de la larve ;
 ----- en fonction de la racine cubique du poids de l'exuvie. Coordonnées logarithmiques.

(1) CHAMPY, faisant allusion aux résultats que je viens d'exposer, a interprété ces faits comme témoignage de dysharmonies caractéristiques des Phasmides femelles. Il est vrai que tous les Dixippes étudiés appartenaient à ce sexe et que j'ignore ce qui se passe chez les mâles, presque introuvables dans cette espèce. L'interprétation me paraît cependant bien hasardeuse. En tous cas, elle ne convient absolument pas aux Crabes que nous étudierons un peu plus loin, ni au Mantide sur lequel PRZIBRAM et BRECHER ont apporté récemment des données.

que par des mesures précises, qu'on ne peut d'ailleurs pas faire sur la larve elle-même. Mais la partie de l'exuvie qui correspond à la région céphalique est percée de deux trous ronds, traces des antennes, dont l'écartement peut être mesuré avec exactitude. Cette longueur est comparée à la racine cubique du poids de la larve déterminé au moment de la mue et à la racine cubique du poids moyen de l'exuvie. Chacun des chiffres portés sur le graphique 23 est la moyenne d'une vingtaine de mesures. En voici quelques-uns :

Poids des larves. .	1,7	3,6	12	20	50	95	120	150 mgr.
Poids des exuvies.			0,27	0,43	0,87	1,40	1,50	2,3 mgr.
Écartement des antennes.....	0,40	0,50	0,75	0,91	1,15	1,44	1,54	1,65 mm.

Bien que la mue des *Tenebrio* puisse avoir lieu à des poids très variables, les résultats de ces mesures sont tout à fait réguliers. Rapportée à la racine cubique du poids de la larve, la largeur de la tête montre une dysharmonie négative faible, à peine mesurable ($\alpha = 0,95$); rapportée à la racine cubique du poids de l'exuvie, elle montre, au contraire, une dysharmonie positive forte ($\alpha = 1,19$), dans ce cas d'ailleurs, l'alignement des points est un peu moins précis (graphique 23).

IV. — Dysharmonie du céphalothorax des Brachyures

En examinant le céphalothorax de Crabes récoltés pour une étude de la croissance du système nerveux, j'ai observé une dysharmonie si régulière qu'elle peut être citée en exemple. A ce titre, et bien que son étude soit quelque peu en dehors de notre programme, elle mérite d'être examinée brièvement ici. Comparable en quelque sorte à la dysharmonie que montre la tête de *Dixippus morosus*, elle porte sur la forme même du corps du Crabe, et s'observe, à des degrés divers, chez les quatre espèces que j'ai examinées.

Chez le *Carcinus maenas*, par exemple, les individus de très petite taille ont une forme beaucoup plus quadrangulaire que les individus moyens ou grands, l'écartement des deux yeux étant relativement d'autant plus grand que l'animal est plus petit.

Sur un animal de morphologie aussi précise, il est facile de pratiquer des mensurations exactes. J'ai étudié quatre espèces : *Carcinus maenas* Pennant, *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., *Cancer pagurus* L., et *Eriphia*

spinifons (Herbst.). Sur chacune d'elles, j'ai déterminé la longueur du céphalothorax, mesurée dans le plan de symétrie, et la distance séparant les bords internes des deux échancrures oculaires. Voici quelques-unes de ces mesures :

Carcinus :

Largeur du céphalothorax...	4,0	9,5	13	18	26	33	65 mm.
Distance interoculaire.....	3,1	6,3	8,5	11,5	15	19	33 mm.

Cancer :

Largeur du céphalothorax...	17,2	26	62	75	115	200	245 mm.
Distance interoculaire.....	6,9	9	16,5	19	26	38	45 mm.

Pachygrapsus :

Largeur du céphalothorax...	17	25	32	38			mm.
Distance interoculaire.....	15,5	22	27	32			mm.

Eriphia :

Largeur du céphalothorax...	17	31	40				mm.
Distance interoculaire.....	13,5	22	27				mm.

Les graphiques 24 et 25 traduisent l'ensemble des résultats. On voit que dans les deux espèces où cette grandeur a été déterminée, la longueur de la carapace reste proportionnelle à sa largeur et que dans les quatre espèces, l'écartement des yeux obéit à une loi de dysharmonie précise, telle que :

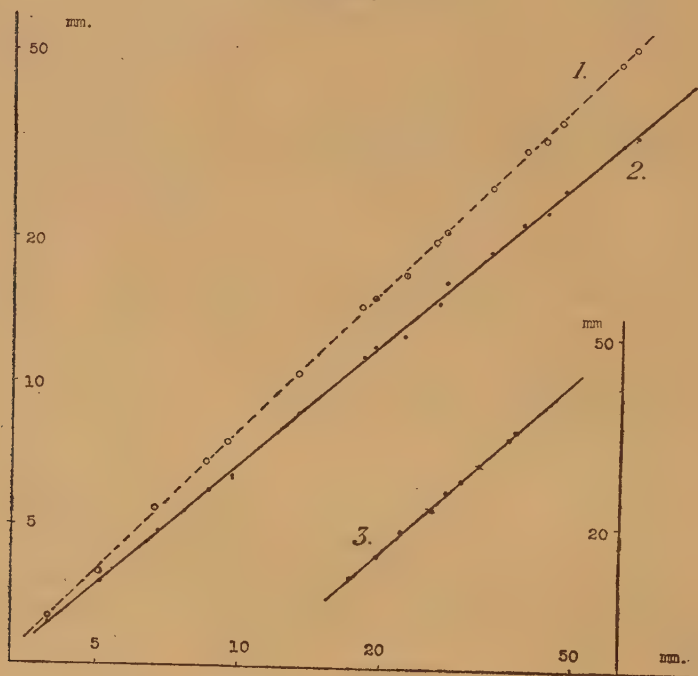
$$\begin{aligned}\alpha &= 0,86 \text{ pour } \textit{Carcinus} \textit{ mœnas} \\ \alpha &= 0,85 \text{ pour } \textit{Pachygrapsus} \textit{ marmoratus} \\ \alpha &= 0,76 \text{ pour } \textit{Eriphia} \textit{ spinifons} \\ \alpha &= 0,70 \text{ pour } \textit{Cancer} \textit{ pagurus}\end{aligned}$$

Dans les deux espèces où elle a été mesurée, la distance entre les bords internes de l'échancrure oculaire suit les mêmes lois que la distance entre les bords externes de cette échancrure. Le phénomène, semblable dans sa nature dans les quatre espèces étudiées, montre, selon les cas, une intensité inégale. Il est particulièrement marqué chez le Tourteau qui, comme on le voit, a les yeux relativement très rapprochés. D'autre part, des mesures de SASAKI semble résulter que cette dysharmonie est fort peu accusée chez les Crabes oxyrhinques. Ces changements que présente pendant la croissance la forme de la région antérieure du céphalothorax, sont étroi-

tement limités à cette région et n'affectent pas la forme du reste du corps. Ajoutons qu'ils sont tout à fait indépendants du sexe.

La dysharmonie que nous venons d'étudier ne se rapproche exactement d'aucune de celles qui ont été signalées jusqu'à présent. Peut-être pourrait-on la comparer à celle que présente la tête de beaucoup d'animaux, celle

GRAPHIQUE 24

Dysharmonies de *Carcinus* et de *Pachygrapsus*

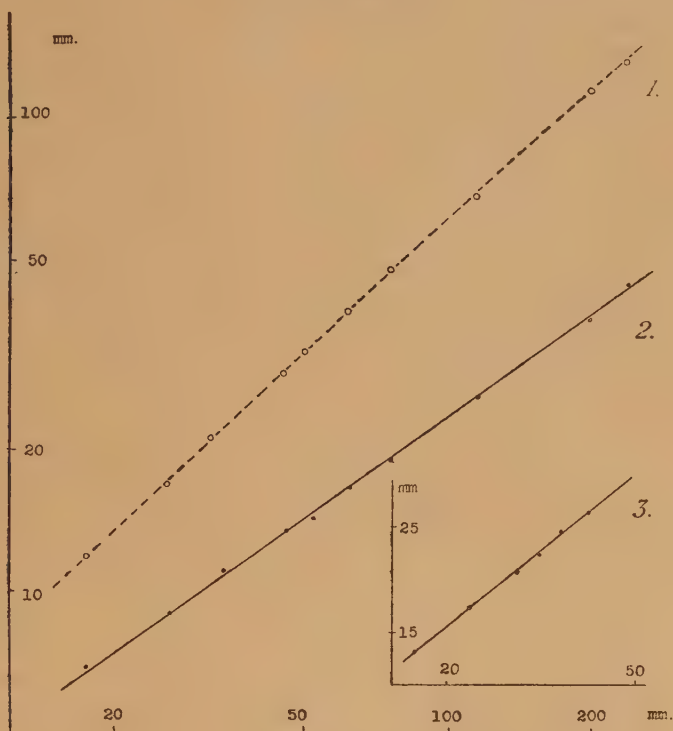
1 et 2 *Carcinus* : ——— distance interoculaire, - - - - longueur du céphalothorax, en fonction de la largeur du céphalothorax. 3 *Pachygrapsus* : distance interoculaire en fonction de la largeur du céphalothorax. Coordonnées logarithmiques.

de *Dixippus morosus* par exemple. Elle est d'ailleurs manifestement corrélative de la croissance d'une partie du système nerveux, nerfs et ganglions optiques, qu'il conviendrait d'étudier de ce point de vue dans les mêmes espèces.

Enfin, bien qu'il s'agisse là de préoccupations d'un ordre assez différent, je rappellerai ici certains résultats des recherches de morphologie générale de d'ARCY THOMPSON. Tous les genres d'une même famille de Brachyures peuvent se ramener à un même type dont on peut les faire dériver, au moins de façon idéale, par des déformations soumises à des lois régulières,

et le plus souvent complexes. On se rendra compte, dans le travail original, de l'ingéniosité avec laquelle se trouve expliquée la diversité d'aspect des genres voisins. Peut-être pourrait-on considérer que la dysharmonie que nous venons d'étudier, représente un changement du même genre, réalisé cette fois au cours d'une ontogénèse au lieu de l'être au cours d'une

GRAPHIQUE 25



Dysharmonies de *Cancer* et de *Eriphia*

1 et 2 *Cancer* : ——— distance interoculaire, - - - - longueur du céphalothorax, en fonction de la largeur du céphalothorax. 3. *Eriphia* : distance interoculaire en fonction de la largeur du céphalothorax. Coordonnées logarithmiques.

phylogénèse. Elle a d'ailleurs, sur les changements invoqués par d'ARCY THOMPSON, la supériorité évidente d'être un fait expérimental et non pas seulement une hypothèse invérifiable.

Je ne donnerai pas d'autre exemple de dysharmonie de croissance portant sur la forme générale du corps. On en pourrait cependant citer beaucoup d'autres. Au reste, plusieurs ont déjà été aperçus par divers auteurs qui n'en ont d'ailleurs pas fait l'étude. Je citerai particulièrement

BROOKS (1887) qui, dans ses recherches sur les Stomomatopodes du *Challenger*, en même temps qu'il formulait la règle relative au nombre et à la position des mues qui devait par la suite avoir tant de succès, remarquait que, dans plusieurs espèces, la proportion de divers segments ou appendices se modifiait très régulièrement au cours de la croissance. Beaucoup plus récemment, BODENHEIMER (1927) étudiant la croissance en longueur d'un grand nombre d'Insectes, rencontrait des phénomènes analogues aux précédents et les présentait d'une façon assez étrange et en tous cas très incommode. Tout dernièrement (1930), PRZIBRAM et BRECHER, étudiant un Mantide japonais, *Tenodera aridifolia*, constatèrent que la forme du prothorax changeait régulièrement au cours de la croissance, le rapport de la longueur à la largeur augmentant constamment. J'ai constaté, d'après leurs chiffres, que la largeur croissait seulement comme la puissance 0,5 de la longueur, celle-ci croissant d'ailleurs, à ce qu'il semble, un peu plus vite que la longueur totale.

Enfin, je dirai, uniquement à titre comparatif, que j'ai pu retrouver des faits analogues aux précédents dans d'autres groupes animaux (Céphalopodes, Astérides, Ophiurides).

V. — Croissance de l'œil composé

Les ommatidies, dont la juxtaposition constitue l'œil d'un Insecte ou d'un Crustacé, sont, en raison de leur forme géométrique et de leur structure complexe mais parfaitement définie, un objet particulièrement favorable à une étude biométrique de la croissance. Elles ont cependant été peu étudiées à ce point de vue, comme le montrera un historique de la question, qui, en raison de son caractère trop particulier, n'a pu trouver place au début de ce chapitre.

a) HISTORIQUE

On sait depuis fort longtemps que les facettes des yeux composés sont extrêmement nombreuses, et plusieurs auteurs se sont appliqués à les compter. Tandis que l'œil de certaines espèces en compte plus de 20.000, dans d'autres formes on en rencontre moins de 100. Ce nombre peut, dans une espèce donnée, varier avec le sexe (FOREL) et avec la taille (LEINEMANN). Si l'on compare des Coléoptères d'une même espèce, de même sexe et de taille différente, on constate toujours que l'Insecte le plus grand a des yeux composés d'un plus grand nombre d'éléments. La

différence sexuelle n'a le plus souvent pas d'autre cause qu'une différence de taille entre le mâle et la femelle. Dans quelques cas très particuliers, les facteurs externes peuvent agir sur ce nombre. Certaines *Drosophiles*, élevées à basse température, ont des facettes plus nombreuses que les individus de même race, élevés à une température plus haute (KRAFKA).

On a observé, d'autre part, que, suivant la région de l'œil examinée, les facettes pouvaient différer notablement de taille. Mais, ceux mêmes des auteurs qui ont fait cette constatation, n'ont pas remarqué que la dimension des facettes d'une région déterminée croissait régulièrement en même temps que le nombre total des facettes. NOTHAFT et LEINEMANN, au contraire, en donnant des mesures précises des facettes pour une série d'espèces, ont montré clairement que le phénomène leur avait échappé. Bien qu'il fût contenu implicitement dans leurs résultats numériques. Lorsqu'en 1926, je publiai les premiers résultats d'une étude personnelle de la question, qui sera développée dans ce travail, j'ignorais les données numériques de SZTERN relatives à *Sphodromantis bioculata* et celles de BERNHARD, relatives à l'Écrevisse, qui, toutes deux, montrent une croissance régulière de la dimension des facettes. Aucun de ces deux auteurs ne formulait d'ailleurs de relation entre la taille d'une ommatidie et celle de l'animal tout entier. Depuis cette première note, où je proposais la loi de dysharmonie que nous retrouverons, j'ai apporté incidemment à deux reprises de nouvelles données sur la question (1928). En dehors de ces publications et de quelques chiffres relatifs à *Dixippus morosus* publiés par FRIZA (1928), il n'existe qu'un travail tout récent de PRZIBRAM (1930) qui soit consacré à l'étude de cette question. Reprenant le problème que j'avais étudié, il compare les résultats de mes observations à ceux de SZTERN, qu'il complète par quelques numérations. Bien que l'accord sur les faits soit très suffisant, l'interprétation que PRZIBRAM donne de ceux-ci est, on le verra un peu plus loin, différente de celle à laquelle je me suis arrêté (1).*

b) TECHNIQUE

Les différences de taille des facettes entre les individus d'une même espèce étant souvent faibles, il est utile de pratiquer des mesures assez précises.

(1) Dans cet historique ne figurent pas les travaux où le nombre des facettes est seul déterminé, leur taille n'étant pas indiquée. J'aurai cependant occasionnellement à citer certains résultats obtenus par BELEHRADEK et HUXLEY, qui ont étudié le *Gammarus chevreuxi*.

Lorsque les mensurations portent sur des exuvies, il suffit de monter ces dernières à la gélatine glycinée. Si elles doivent porter sur l'animal lui-même, un traitement préalable à la potasse de la tête ou, dans le cas d'un individu très volumineux, de l'œil isolé, doit précéder le montage.

Les mesures ont été pratiquées de deux façons. Parfois, j'ai mesuré au micromètre oculaire les dimensions linéaires d'un certain nombre de facettes et fait la moyenne de ces valeurs. Ce procédé est particulièrement commode pour les Crabes dont les ommatidies sont à peu près quadrangulaires. Le plus souvent, j'ai mesuré directement la surface des facettes. On dessine à la chambre claire, à un grossissement de 500 environ, une petite portion de l'œil exactement repérée et comprenant de 10 à 20 facettes. On évalue par pesée cette surface et l'on en tire celle d'une facette. Comme d'un point à un autre de l'œil la dimension des facettes peut être assez variable, toutes les mesures portant sur une espèce donnée ont été pratiquées sur la même région de l'œil.

c) RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. — Dysharmonies de croissance

Une première série de mesures m'a fourni des données relatives à la dysharmonie de croissance. Pour cette étude, qui ne peut porter que sur des Insectes à métamorphose incomplète, j'ai examiné surtout deux Orthoptères, *Blatta orientalis* (L.) et *Dixippus morosus* Br. et R., et un Hémiptère, *Notonecta glauca* L. Deux Crustacés Brachyures, *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. et *Carcinus maenas* Pennant, m'ont fourni également des chiffres intéressants.

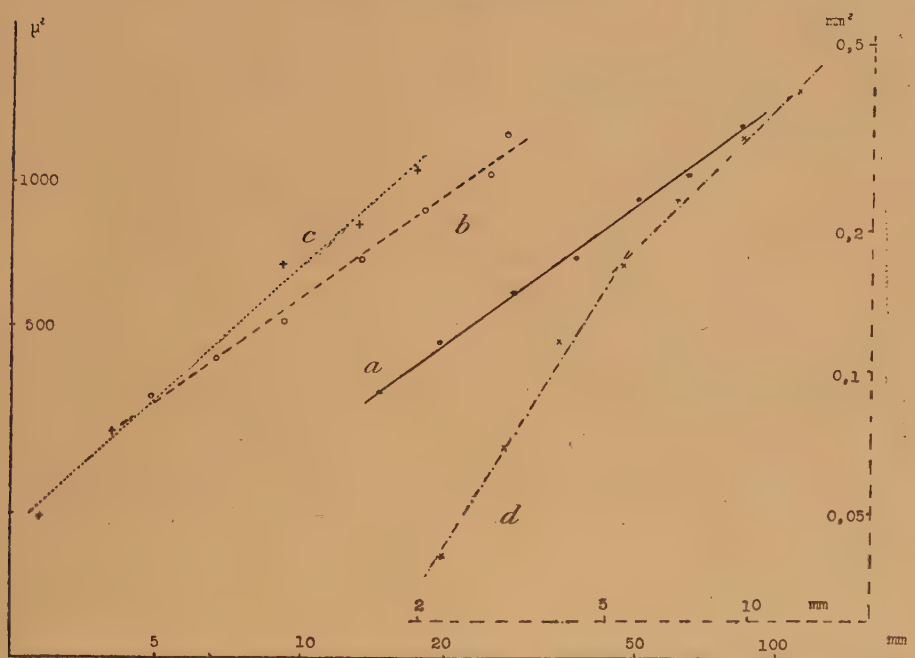
D'une façon générale, l'œil d'un Insecte croît proportionnellement au reste du corps. Une des espèces que nous avons étudiées, le Dixippe, fait cependant exception à cette règle. Les chiffres et les graphiques relatifs à cette espèce, que nous avons déjà eu l'occasion de donner, montrent en effet, que le diamètre de l'œil croît moins vite que la tête qui, elle-même, croît moins vite que le corps tout entier. Cette croissance obéit à une loi de dysharmonie typique, le diamètre de l'œil restant pendant toute la vie proportionnel à la puissance 0,68 de la longueur de la tête, ou à la puissance 0,48 de la longueur totale du corps.

Si le phénomène que nous venons de signaler est assez exceptionnel, la dysharmonie de croissance des ommatidies semble, en revanche, être un fait très général. Le graphique 26 résume mes mesures.

La surface d'une ommatidie est liée à la longueur du corps par une relation du type habituel (1), avec :

$$\begin{aligned}\alpha &= 0,92 \text{ pour } \textit{Notonecta glauca} \\ \alpha &= 0,72 \text{ pour } \textit{Blatta orientalis} \\ \alpha &= 0,74 \text{ pour } \textit{Dixippus morosus}\end{aligned}$$

GRAPHIQUE 26



Croissance des ommatidies chez *Notonecta*, *Blatta*, *Dixippus*, *Sphodromantis*

a, b, c, surface des ommatidies en fonction de la longueur du corps : ——— *Dixippus* ;
 - - - - *Blatta* ; *Notonecta*. d ; *Sphodromantis* : carré du diamètre d'une ommatidie en fonction de la longueur du prothorax (chiffres de SZTERN). Coordonnées logarithmiques.

(1) Dans ma note de 1926, les données numériques relatives à la Blatte et à la Notonecte, à peu près identiques à celles qui sont données ici, ne sont pas utilisées aussi complètement. La relation numérique que j'adoptais alors à titre de première approximation est beaucoup moins exacte que celle que je propose ici. Ce que nous savons de la croissance des Insectes nous montre en effet que c'est à la longueur de l'animal beaucoup plus qu'à son poids que doivent être comparées les dimensions des ommatidies, l'accroissement de l'œil d'un Arthropode dépendant de l'accroissement de ses dimensions linéaires et non pas de son augmentation de poids. Les animaux étudiés dans ma note de 1926 et qui avaient été récoltés au hasard, m'ont montré cependant, entre la taille et le poids, une relation assez régulière pour qu'un calcul analogue à celui que nous avons fait en comparant la surface d'une ommatidie à la longueur réelle, puisse servir à comparer la surface d'une ommatidie à la racine cubique du poids. Chez la Blatte comme chez la Notonecte, pour les individus étudiés, le poids croissait comme la puissance 2,4 de la longueur, et la racine cubique du poids ou longueur théorique, comme la puissance 0,8 de la longueur réelle. Dans ces conditions, les dysharmonies de la surface d'une ommatidie par rapport à la longueur théorique sont $\alpha = 0,9$ pour la Blatte, $\alpha = 1,1$ pour la Notonecte. J'admettais autrefois qu'en première approximation α était égal à 1 dans l'un et l'autre cas.

Voici quelques chiffres correspondant à ces graphiques :

Long. des Blattes...	5	6,5	9	17,5	24,5	26	mm.
Surf. des facettes...	350	430	515	880	1.050	1.300	μ^2
Long. des Notonectes	2,9	4	9	13	17		mm.
Surf. des facettes...	200	290	575	820	1.080		μ^2
Long. des Dixippes.	14	19	27	36	50	64	82 mm.
Surf. des facettes...	365	470	590	700	950	1.070	1.350 μ^2

Le diamètre d'une ommatidie, qui varie comme la racine carrée de sa surface, croît donc, dans tous les cas, beaucoup moins vite que la longueur de l'Insecte. La loi de variation, qui se déduit immédiatement de la précédente et est de même forme qu'elle, donne à α les valeurs suivantes :

$$\alpha = 0,46 \text{ pour } \textit{Notonecta glauca}$$

$$\alpha = 0,36 \text{ pour } \textit{Blatta orientalis}$$

$$\alpha = 0,37 \text{ pour } \textit{Dixippus morosus}$$

Sur le même graphique, j'ai porté des données correspondant aux précédentes, relatives à *Sphodromantis bioculata* et que j'ai empruntées à SZTERN. Les faits semblent un peu plus compliqués que dans les cas précédents. Du stade I au stade V, la surface d'une ommatidie croît à peu près comme la puissance $5/3$ de la longueur; et du stade V au stade VIII, à peu près comme celle-ci. PRZIBRAM interprète d'ailleurs autrement que je viens de le faire les mêmes données numériques.

Dans les deux espèces de Crabes que j'ai étudiées au même point de vue, j'ai mesuré directement le diamètre des facettes. Cependant, sur le graphique 27, pour que la courbe obtenue soit comparable aux précédentes, j'ai porté en ordonnée le carré de ce diamètre, équivalent à une surface. J'y ai joint une courbe construite d'après des chiffres relatifs à l'Écrevisse empruntés à BERNHARD. On voit que la surface d'une ommatidie croît en fonction de la taille suivant une loi de dysharmonie, telle que :

$$\alpha = 0,65 \text{ pour } \textit{Carcinus maenas}$$

$$\alpha = 0,95 \text{ pour } \textit{Pachygrapsus marmoratus}$$

$$\alpha = 0,80 \text{ pour } \textit{Potamobius astacus}$$

Le diamètre suit une loi du même type avec :

$$\alpha = 0,32 \text{ pour } \textit{Carcinus maenas}$$

$$\alpha = 0,47 \text{ pour } \textit{Pachygrapsus marmoratus}$$

$$\alpha = 0,40 \text{ pour } \textit{Potamobius astacus}$$

Je cite, à titre d'exemple, quelques chiffres :

Carcinus mœnas :

Largeur du céphalothorax.....	6,8	9,8	16	27	54	65	mm.
Diamètre des ommatidies.....	21	23	26	32	38	40	μ

Pachygrapsus marmoratus :

Largeur du céphalothorax.....	6,5	8	12	16,5	22,5	32,5	36	mm.
Diamètre des ommatidies.....	21	23	28	32	37	45	47	μ

On voit que, dans tous les cas étudiés, la surface d'une ommatidie croît moins vite que la longueur de l'animal, la loi de variation pouvant être notablement différente d'une espèce à l'autre.

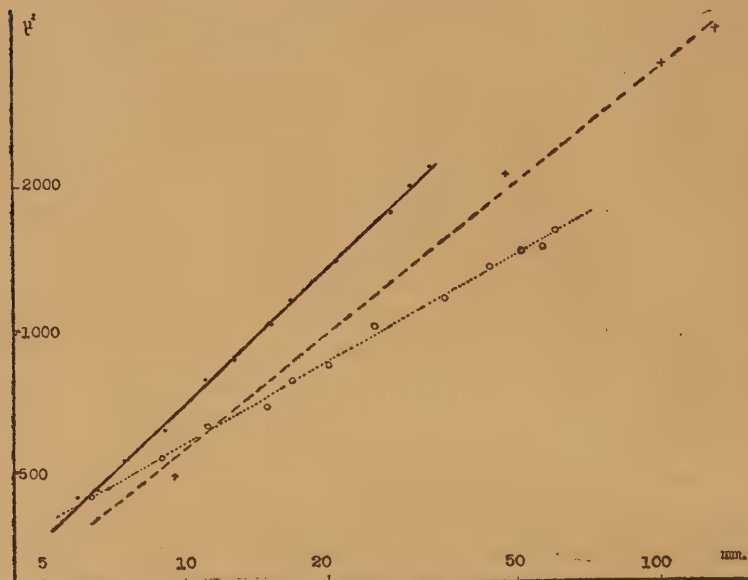
Des faits que nous venons d'exposer découle immédiatement cette conséquence que le nombre des facettes ne peut rester constant au cours de l'ontogénèse. N'ayant pratiqué aucune numération précise, je me bornerai à quelques indications sommaires sur ce sujet. Si l'on admet que l'œil croît proportionnellement au reste du corps, on devra constater que sa surface est proportionnelle au carré de la longueur de l'animal. Cette relation, que j'ai vérifiée de façon satisfaisante chez *Naucoris cimicoides*, doit le plus souvent être proche de la réalité. Dans ces conditions et d'après les lois de croissance indiquées plus haut, le nombre des facettes doit croître approximativement comme la puissance 1,4 de la longueur pour la Blatte, et comme la puissance 1,1 de la longueur pour la Notonecte. Ces données permettent de calculer le nombre des cellules visuelles, proportionnel au nombre des facettes et, en outre, la densité de ces éléments sensoriels à la surface de l'œil ou du corps. On trouve que, dans les deux exemples précédents, le nombre des cellules visuelles est proportionnel à la puissance 0,65 ou 0,55 de la surface de l'œil ou de celle du corps. La densité des éléments sensoriels décroît donc assez vite quand les dimensions de l'Insecte augmentent.

Pour le Dixippe, les faits sont notablement différents. Le diamètre de l'œil croissant comme la puissance 0,48 de la longueur du corps, sa surface variera comme la puissance 0,96 de celle-ci. La surface d'une ommatidie croissant comme la puissance 0,74, le nombre des facettes sera proportionnel à la puissance 0,22 de la longueur du corps. Le calcul que l'on peut faire, d'après les chiffres de BERNHARD, montre un phénomène analogue chez l'Écrevisse. Le nombre des facettes ne croît que comme la puissance 0,6 de la longueur totale ; la surface de chacune d'elles croissant comme la puissance 0,8 de la longueur, la surface totale de l'œil doit croître comme

la puissance 1,4 de la longueur. L'œil croît donc beaucoup moins vite que le corps tout entier.

D'autres cas sont évidemment possibles. Les chiffres que KIRPATRICK a donnés pour un Rhynchote, *Oxycarenus latipennis*, montrent que le nombre des facettes croît comme le carré de la longueur de l'animal, mais ne nous renseignent pas sur les dimensions de ces facettes.

GRAPHIQUE 27



Croissance des ommatidies chez *Pachygrapsus*, *Carcinus* et *Astacus*

Carré du diamètre moyen d'une ommatidie, *Carcinus*, ——— *Pachygrapsus*, en fonction de la largeur du céphalothorax. - - - - *Astacus*, en fonction de la longueur du corps (chiffres de BERNHARD). Coordonnées logarithmiques.

Des numérations directes apporteraient peut-être quelques modifications aux chiffres que je viens de calculer. Mais ces modifications probablement assez légères ne pourront, en tous cas, que confirmer la remarquable diversité dans le cadre d'une même loi, des relations qui unissent le nombre des ommatidies à la grandeur de l'animal.

Je dirai, pour terminer, quelques mots des interprétations toutes récentes de PRZIBRAM (1930). S'appuyant sur les lois générales de la croissance des Arthropodes qu'il avait énoncées précédemment et dont nous avons déjà parlé, il essaie de retrouver dans l'œil composé des Insectes, des doubléments de volume en relation avec la mue. Il distingue deux périodes dans la croissance de l'œil de *Sphodromantis bioculata*, l'une où la surface

de chacune des ommatidies augmente sans que change leur nombre, le diamètre d'une facette étant à chaque mue multiplié, comme la longueur totale, par 1,26 ; l'autre où le nombre des facettes double, tandis qu'en trois mues le diamètre d'une facette n'est multiplié que par 1,26. Il estime, en se basant sur mes données numériques, qu'un phénomène analogue s'observe chez *Notonecta glauca*. On a vu par ce qui précède que je ne suis pas tout à fait d'accord avec PRZIBRAM sur ce point. Je ne pense pas non plus qu'il faille s'efforcer de retrouver à tout prix, dans toutes les manifestations de la croissance d'un Arthropode, des doublements de volume, ni que les puissances de 2 aient, dans la croissance de ces animaux, un rôle si exclusif.

Il serait intéressant, pour compléter cette étude, de calculer le volume des ommatidies. Chacune d'elles a très sensiblement la forme d'une pyramide ou tout au moins d'un tronc de pyramide très aigu, dont nous connaissons la base et dont il ne reste plus qu'à déterminer la hauteur. Malheureusement, cette mesure ne peut être faite que sur des coupes exactement orientées. Je ne possède de données que pour *Notonecta glauca* et pour *Blatta orientalis*. Dans les deux cas, la hauteur d'une ommatidie est sensiblement proportionnelle à la longueur de l'animal, sans que soit exclue la possibilité d'une dysharmonie légère. En rapprochant ce résultat des précédents, on peut conclure que le volume d'une ommatidie croît, dans ces deux espèces, à peu près comme la puissance 0,6 du volume du corps.

2. — Dysharmonies de taille

Bien que la dysharmonie de taille soit pour nous d'un intérêt beaucoup moindre que les dysharmonies de croissance, j'en ai étudié quelques exemples. Je serai assez bref à leur sujet, me bornant aux indications nécessaires à la mise en évidence des analogies qui, là comme dans beaucoup d'autres cas, existent entre dysharmonie de taille et dysharmonie de croissance.

J'ai comparé, d'une part, des Insectes appartenant à une même espèce, et, d'autre part, des couples d'animaux d'espèces voisines, de forme semblable et de taille différente. Voici quelques données numériques résultant de ces observations :

Chez *Lucanus cervus*, un mâle ayant une longueur totale de 48 millimètres et des élytres de 22 millimètres, avait des facettes de $615 \mu^2$; un autre, d'une longueur de 78 millimètres, dont les élytres mesuraient 29,5 millimètres avait des facettes de $1.210 \mu^2$. Chez une femelle, enfin, dont la longueur était de 41 millimètres, et les élytres de 23 millimètres, la surface des facettes était de $870 \mu^2$. Chez quatre *Tenebrio molitor*, dont les élytres

mesuraient respectivement 10,5 ; 12 ; 14,5 et 15 millimètres, les facettes avaient une surface de 112, 127, 134 et 152 μ^2 . Chez *Galleria mellonella*, deux individus mesurant 9,5 et 15 millimètres, avaient des facettes de 250 et 350 μ^2 .

Pour deux guêpes *Vespa crabo* et *Vespa vulgaris*, qui mesuraient 15 et 23 millimètres, les surfaces des facettes étaient respectivement de 430 et 650 μ^2 . Enfin, chez deux espèces de *Drosophila*, *D. funebris* Fabr. et *D. melanogaster* Meigen, mesurant respectivement 2,1 et 3,1 millimètres, les facettes avaient 200 et 300 μ^2 .

On voit que, dans tous les cas examinés, qu'il s'agisse de deux individus d'une même espèce ou de deux exemplaires d'espèces différentes, la surface d'une facette augmente comme la taille. Suivant l'espèce étudiée, la croissance est plus ou moins rapide, mais les chiffres sont en trop petit nombre pour que des comparaisons précises soient possibles. On peut cependant constater qu'en général les différences d'une imago à l'autre sont comparables à ce qu'elles seraient s'il s'agissait d'animaux de même espèce. Notons seulement que chez le Lucane, la dimension des ommatidies augmente assez rapidement avec la longueur des élytres et que, d'autre part, le diamètre de l'œil, malgré les diverses dysharmonies de la tête reste proportionnel à la longueur des élytres.

d) REMARQUES SUR LA CROISSANCE DES OMMATIDIES

Les faits que nous venons d'exposer méritent quelques commentaires. Je signalerai sans m'y arrêter, car la question est complètement en dehors de notre sujet, un curieux problème physiologique qui se pose à leur propos. La vision d'un Insecte dépend évidemment de la structure de ses yeux et il est classique d'admettre qu'elle est d'autant plus distincte que les facettes sont plus nombreuses et plus petites. Or nous venons de voir qu'au cours de la vie larvaire d'un Hémiptère ou d'un Orthoptère, le nombre et la dimension des facettes augmentaient simultanément. On ne peut prévoir, sans une étude théorique précise qui reste à faire, si cette superposition de deux phénomènes, que la conception couramment acceptée considère comme antagonistes, a pour effet une augmentation ou une diminution de l'acuité visuelle. Il se peut du reste que chez les diverses espèces les résultats soient dissemblables.

Un second point mérite un bref examen. Il existe deux races de *Drosophiles* dites « bar » et « ultra-bar », dont les yeux, mal formés n'ont qu'un nombre de facettes très réduit. Ce nombre ne dépend pas seulement des conditions germinales, mais est aussi fonction des conditions externes. En particulier, il est d'autant moindre que les animaux ont été élevés à une

température plus élevée. Un phénomène semblable, mais beaucoup moins intense, s'observerait également sur des races de *Drosophiles* à yeux normaux.

Je n'ai pas eu entre les mains de *Drosophiles* « bar » ou « ultra-bar », mais, par contre, j'ai élevé moi-même, dans des conditions variées, des *Drosophiles* sauvages appartenant à deux espèces différentes. J'ai déterminé la surface moyenne d'une facette chez des *Drosophiles* élevées à la température ambiante et chez des animaux de la même espèce élevés à 28°. L'étude de quelques individus de chaque élevage m'a montré qu'en moyenne la surface des facettes des animaux élevés à basse température était de 10 à 15 pour 100 supérieure à ce qu'elle est pour des animaux élevés à l'étuve. Mais en même temps, je constatai un phénomène très apparent et d'ailleurs bien connu : les *Drosophiles* du premier élevage sont très nettement plus grandes que celles du second. La taille des facettes et celle de l'animal tout entier varient donc dans le même sens. Je n'ai fait ni les mensurations, ni l'étude statistique assez longue qu'aurait exigées la détermination exacte de la relation existant entre ces deux grandeurs. Mais tout ce que nous avons appris dans ce chapitre m'incline à penser que la diminution du nombre des facettes de l'œil des *Drosophiles* élevées à haute température, est fonction de la diminution de taille de l'animal qui s'observe simultanément. Peut-être un autre phénomène portant spécifiquement sur l'œil se manifeste-t-il en même temps, mais le fait reste douteux pour les *Drosophiles* normales. Il est, au contraire, fort probable pour les deux races anormales où la variation du nombre des facettes en fonction de la température a été découverte en premier lieu. Quoi qu'il en soit, il est certain que les recherches qui ont été faites jusqu'à présent, où il n'est tenu aucun compte de la taille des animaux comparés, doivent être reprises (1).

Nous essaierons enfin de dégager des faits que nous avons constatés quelques notions propres à éclairer certains aspects du problème de la croissance.

Il est assez difficile de rapprocher les résultats relatifs aux ommatidies d'autres faits qui leur soient suffisamment comparables, et le seul organe visuel sur lequel nous ayons des documents suffisants, l'œil des Vertébrés, ne ressemble que bien peu à celui des Arthropodes. Rappelons cependant que LAPICQUE a montré qu'entre espèces de Mammifères semblables, la

(1) Les *Drosophiles* « bar » et « ultra-bar » montrent une curieuse dysharmonie étudiée par HENSH (1928). On peut distinguer dans leur œil un lobe dorsal et un lobe ventral qui sont inégalement affectés par les variations de température. Mais, dans toute la série des températures, les nombres des facettes dorsales et ventrales restent liés par une relation de dysharmonie, dont le coefficient dépend des facteurs génétiques.

surface rétinienne variait comme la racine quatrième du poids du corps, c'est-à-dire suivant une loi très voisine de celle qui régit la croissance des ommatidies dans une espèce donnée. Dans deux des exemples que j'ai examinés, il y a même identité complète entre la relation de LAPICQUE et la loi que je propose (1). Je me bornerai à noter cette curieuse analogie, dont à l'heure actuelle je ne puis donner aucune interprétation et qui, d'ailleurs, pourrait fort bien n'être qu'une simple coïncidence.

Des conclusions d'un intérêt plus immédiat sont impliquées, d'autre part, par la nature morphologique des ommatidies. Nous n'avons pas à nous occuper ici de leur structure, variable d'ailleurs suivant les groupes. Mais nous devons rappeler que, dans une espèce donnée, les ommatidies ont une organisation très précise, chacune des catégories de cellules qui y participent comportant un nombre déterminé d'éléments, toujours disposés de la même façon. Une ommatidie représente en somme une unité anatomique du deuxième ordre, pour employer une terminologie voisine de celle de HEIDENHAIN et de GIUSEPPE LÉVI; l'œil composé, assemblage d'unités élémentaires à peu près identiques, est une unité du premier ordre. Cette distinction entre unités anatomiques d'ordre différent, a pu être faite chez les Vertébrés, pour un certain nombre d'organes, et l'on pense que chacune d'elles obéit à sa loi de croissance propre, qui d'ailleurs, reste presque toujours à déterminer. Ici, l'individualité très marquée des unités du deuxième ordre, remarquables par ailleurs par leur constance cellulaire, permet de déterminer séparément la loi de croissance de l'organe tout entier et celle de ses constituants. C'est là le principal motif qui m'a conduit à étudier aussi longuement la croissance des yeux composés.

Enfin, il se pourrait que, parmi les nombreux paramètres que nous avons calculés, quelques-uns aient une signification plus étendue qu'il ne le semble à première vue. J'indiquais il y a un instant un rapprochement numérique entre la loi de croissance d'une ommatidie et celle de l'œil d'un Vertébré. Je noterai ici d'autres analogies aussi curieuses. La valeur 0,6 de la constante de dysharmonie, que nous avons trouvée en comparant le volume d'une ommatidie à celui du corps, et aussi le nombre des éléments sensoriels à la surface de l'œil ou à celle de l'Insecte et que nous retrouverons dans la comparaison de la masse des ganglions nerveux à la masse du corps, est à peu près identique au chiffre que fournit la comparaison du poids de l'encéphale au poids du corps d'un Vertébré. Mais de ces constatations on ne peut encore rien conclure, d'autant que le cas du Dixippe, qui, comme

(1) Pour des raisons déjà indiquées, le poids auquel doit être comparée la surface d'une ommatidie n'est pas le poids réel, mais le cube des dimensions linéaires. Dans ces conditions, le coefficient $\alpha = 0,75$ exprimant la dysharmonie de la surface d'une ommatidie par rapport à la longueur, correspond à un coefficient de dysharmonie $\alpha = 0,25$ de la surface d'une ommatidie par rapport au poids du corps.

nous l'avons vu, se singularise à divers points de vue, vient fort à propos nous interdire une généralisation trop rapide.

VI. — Croissance du système nerveux

Alors que la biométrie du système nerveux des Vertébrés est déjà fort avancée, on ne sait presque rien sur celle du système nerveux des Arthropodes. L'étude que j'en ai faite m'a permis de déterminer avec une certitude suffisante la loi de croissance de divers ganglions nerveux chez plusieurs espèces d'Insectes et de Crustacés.

a) MATÉRIEL ET TECHNIQUE

J'ai surtout fait porter mes mesures sur quatre espèces d'Insectes appartenant à autant d'ordres différents: *Tenebrio molitor* L., *Choborus crystallinus* (de Geer) (*Corethra plumicornis*), *Dixippus morosus* Br. et R., *Notonecta glauca* L., et sur deux Crustacés Brachyures: *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* L.. En raison de sa transparence, les mesures portant sur *Ch. crystallinus* peuvent être pratiquées sans dissection préalable sur l'animal vivant. Certains ganglions cependant, masqués partiellement par d'autres organes, ne se mesurent bien que sur la chaîne nerveuse extraite de l'animal. Dans tous les autres cas, une dissection soigneuse doit précéder les mesures. Celles-ci sont faites à l'oculaire micrométrique et ne peuvent avoir quelque précision que si les ganglions sont extraits avec précaution du corps de l'animal et posés sur une lame de verre. L'emploi du formol nitrique facilite beaucoup l'opération et permet d'extraire en une fois et sans l'endommager toute la chaîne nerveuse d'un Dixippe nouveau-né. Dans quelques cas, les mensurations ont été faites sur coupes. Ce procédé peut donner de bons résultats si les individus que l'on compare ont été, avant passage au microtome, orientés de la même façon et si les séries de coupes obtenues sont à peu près complètes.

Deux causes limitent malheureusement beaucoup la précision des mesures. La première, à laquelle on ne peut remédier qu'imparfaitement, réside dans le manque de définition de l'objet à mesurer. Les ganglions se continuent souvent insensiblement par les connectifs et les nerfs, et les points de repère qui permettraient de les limiter exactement, font en général défaut. Il faut en adopter de conventionnels qu'il n'est pas toujours facile de retrouver quand on passe d'un animal à un autre beaucoup plus grand

ou beaucoup plus petit. La deuxième cause d'imprécision est dans la nature de la croissance d'un Arthropode. Le squelette externe croît de façon discontinue, tandis que les divers viscères ne croissent pas seulement au moment des mues, mais aussi entre ces dernières (1). Il faudrait donc, pour bien faire, prendre comme terme de comparaison non pas la longueur de l'Insecte ou du Crustacé, mais son poids. Malheureusement, quand il s'agit d'un Arthropode aquatique, le poids frais lui-même n'a pas grand sens (2), et l'on doit se contenter, malgré leurs inconvénients, de mesures linéaires. Un ganglion nerveux, mesuré sur un animal ayant mué depuis peu de temps, pourra alors être de 10 ou 15 pour 100 plus petit que le ganglion homologue mesuré sur un individu en apparence tout à fait semblable, mais proche de la mue suivante. On ne devra donc pas s'étonner que dans ces conditions, la courbe traduisant la relation existant entre les dimensions d'un ganglion nerveux et celle du corps tout entier, soit moins bien définie que ne le sont la plupart des courbes rencontrées jusqu'à présent.

b) RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

La chaîne nerveuse d'un Insecte présente pendant la vie larvaire d'importantes modifications. Ses parties constitutives restent cependant les mêmes et l'on retrouve chez la larve adulte les ganglions de la larve jeune. Mais les proportions relatives des ganglions, des connectifs et des nerfs se modifient constamment au cours de la croissance, la chaîne nerveuse étant au début beaucoup plus massive qu'elle ne l'est à la fin. Croissant lentement et tenant dans le corps de la larve une place d'autant plus petite que l'animal est plus grand, les ganglions sont séparés par des connectifs de plus en plus étendus, qui s'allongent beaucoup plus vite qu'ils ne s'épaississent. Ce phénomène, qui saute aux yeux lorsqu'on examine une larve transparente, celle de *Chaoborus crystallinus* par exemple, est probablement un fait général. Quelques indications éparses, relatives à des formes appartenant à des groupes très divers, se rencontrent à son sujet dans la littérature, et, chez l'espèce même que nous venons de prendre comme exemple, il n'a pas échappé à WEISSMANN. Mais jusqu'à présent, il ne s'agit que d'indications vagues que nous allons nous efforcer de préciser.

Tandis que, chez les divers Insectes que j'ai étudiés, la longueur d'une larve ne faisait guère que quintupler, les dimensions extrêmes des Crabes

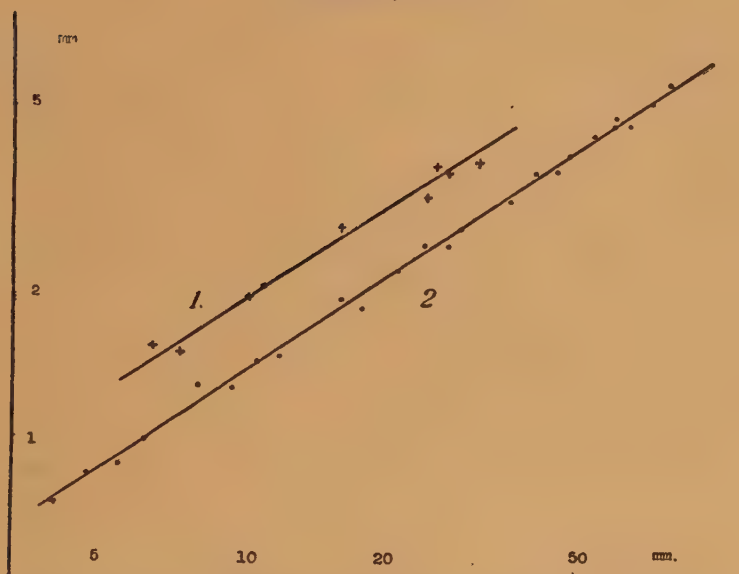
(1) Ce fait, évident d'ailleurs, se voit très clairement chez *Chaoborus*.

(2) Cf. p. 63.

d'une même espèce que j'ai pu examiner étaient entre elles comme 1 est à 20. Une loi de croissance étant d'autant plus facile à déterminer exactement que cette croissance est plus importante, les faits relatifs aux Crustacés Brachyures sont particulièrement significatifs. Je les examinerai en premier lieu.

La largeur du céphalothorax est mesurée entre les deux dents margi-

GRAPHIQUE 28



Dysharmonie du système nerveux de *Carcinus* et *Pachygrapsus*

Diamètre moyen du ganglion nerveux thoracique en fonction de la largeur du céphalothorax. 1 *Carcinus* ; 2 *Pachygrapsus*. Coordonnées logarithmiques.

nales extrêmes ; la longueur la largeur du ganglion complexe qui innerve les appendices thoraciques sont limitées de la même façon dans toutes les mesures. La moyenne géométrique de ces deux dimensions, ou « diamètre moyen » du ganglion, a été calculée, et les mesures ont été répétées sur trois ou quatre individus de la même taille. Les chiffres portés sur le graphique 28 ont donc la valeur d'une moyenne. En voici quelques-uns à titre d'exemple :

Carcinus mœnas :

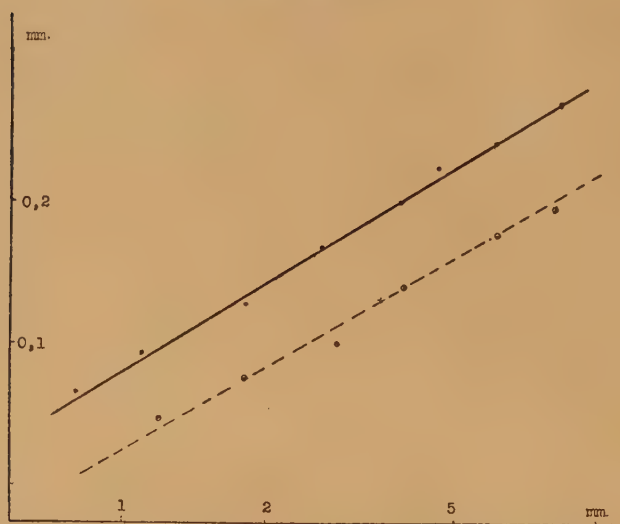
Céphalothorax :	4	8	16	36	54	71	mm.
Ganglion nerveux :	0,9×0,6	1,4×1,2	2,2×1,7	4×2,4	5×3,7	6×4,2	mm.

Pachygrapsus marmoratus :

Largeur du céphalothorax..	6,5	16	24	31	mm.
Ganglion nerveux.....	1,7×1,4	3,5×2,2	4×2,9	4,5×3,2	mm.

On voit que la croissance du système nerveux est beaucoup plus lente

GRAPHIQUE 29

Dysharmonie du système nerveux de *Chaoborus crystallinus*

Diamètre moyen des ganglions nerveux en fonction de la distance séparant les flotteurs :
 ——— ganglion cérébroïde ; - - - - ganglion abdominal. Coordonnées logarithmiques.

que celle du corps tout entier. Le graphique 28 montre en outre que chez *Pachygrapsus* comme chez *Carcinus*, la croissance des ganglions nerveux obéit à une loi de dysharmonie typique pour laquelle $\alpha = 0,59$ ou une valeur très voisine de celle-ci.

Chez les Insectes, les faits sont semblables aux précédents et les graphiques 29 à 31 résument le résultat de mes mensurations. Les *Tenebrio* et les *Dixippus* ont été pesés avant la dissection pour les raisons indiquées précédemment. Néanmoins, pour que les graphiques obtenus soient comparables aux précédents, les abscisses ne représentent pas les poids, mais leurs racines cubiques. Lorsque, comme il arrive pour les ganglions abdominaux, plusieurs ganglions ont à peu près la même dimension, on calcule leur diamètre moyen chez un même animal ; on fait, en outre, dans la

mesure du possible, la moyenne pour trois ou quatre individus de même taille. Je donne ci-dessous quelques chiffres.

Chaoborus crystallinus. Cérébroïdes :

Longueur de la larve (1) :	0,8	1,1	1,8	2,6	3,8	4,5	6	8 mm.
Diamètre moyen du ganglion :	80	95	120	160	200	240	270	330 μ

Ganglions de la chaîne abdominale :

Longueur de la larve (1).....	1,2	1,8	2,8	3,8	6	8 mm.
Diamètre moyen des ganglions..	70	85	100	130	170	195 μ

Dixippus morosus :

Longueur totale.....	15	22	28	38	48	77 mm.
Diamètre moyen des ganglions abdominaux.....	200	250	265	315	345	500 μ
Diamètre moyen des ganglions thoraciques.....	430	515	600	660	715	1030 μ

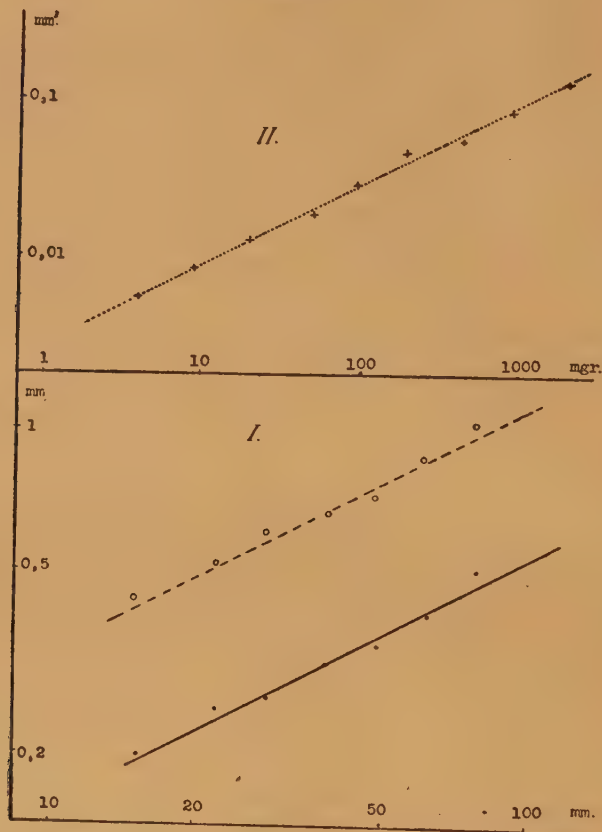
On voit que la loi de croissance des ganglions nerveux est la même pour les Insectes que pour les Crustacés, mais la précision est moindre dans le premier cas que dans le second. Je signalerai, en outre, que les divers ganglions d'un même animal se comportent à peu près de la même façon et qu'en particulier la dysharmonie négative de la tête du *Dixippus* ne semble pas avoir de répercussion sensible sur celle des ganglions cérébroïdes, d'ailleurs malaisés à mesurer avec certitude. La valeur de l'exposant α est dans tous les cas voisine de 0,6. Il n'est pas impossible qu'il y ait des différences spécifiques dans la valeur de α , ou que dans un même animal certains ganglions se comportent autrement que les autres, mais ces différences, si elles existent, sont inférieures aux erreurs expérimentales. On peut donc admettre, jusqu'à plus ample informé, qu'une loi unique régit en première approximation la croissance de tous les systèmes nerveux que nous avons étudiés, les dimensions d'un ganglion croissant à peu près comme la puissance 0,6 de la longueur de l'animal. Il est légitime d'en conclure que, dans la limite des erreurs expérimentales, la masse de l'ensemble des ganglions nerveux d'un des Arthropodes étudiés est proportionnelle à la puissance 0,6 de la masse totale du corps.

Comme cela nous est déjà arrivé en d'autres circonstances, nous ne trouverons de données auxquelles puissent être comparés nos résultats, qu'en examinant ce que l'on sait des Vertébrés à ce sujet.

(1) Longueur mesurée entre les deux flotteurs.

Les Vertébrés inférieurs nous intéresseront particulièrement. SASAKI (1926) pour le Poisson rouge, KOMINE pour cinq espèces de Grenouilles, ont apporté des documents qui paraissent excellents et qui se prêtent fort bien au calcul. Ces deux auteurs ont proposé des formules de croissance qui me paraissent inutilement compliquées. En reprenant leurs chiffres,

GRAPHIQUE 30



Dysharmonie du système nerveux de *Dixippus* et *Sphodromantis*

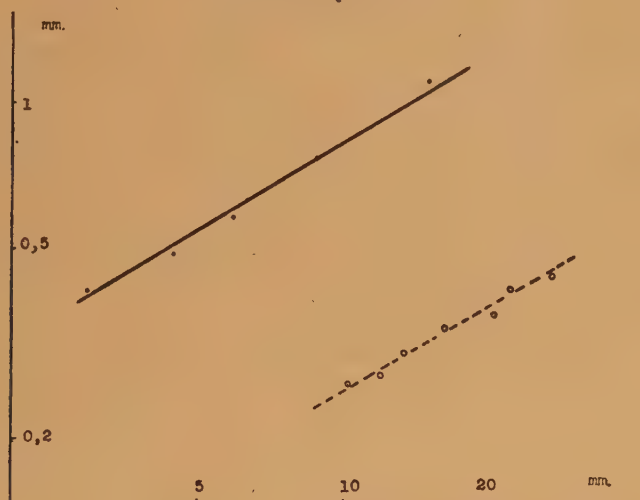
- I. Diamètre moyen des ganglions nerveux thoraciques (---), et abdominaux (—) de *Dixippus* en fonction de la longueur totale. — II. Volume du ganglion mésothoraciques de *Sphodromantis* en fonction du poids du corps d'après les chiffres de SZTERN. Coordonnées logarithmiques.

on constate que la croissance se traduit parfaitement bien par des formules toutes semblables à celles que nous venons d'employer pour les Insectes et Crustacés. Pour le Poisson rouge, il se trouve même que le coefficient de dysharmonie 0,57 est pratiquement identique à celui qui s'applique

aux Arthropodes. Pour les Batraciens, le coefficient a une valeur inférieure et quelque peu différente d'une espèce à l'autre.

Pour les Vertébrés supérieurs et particulièrement pour les Mammifères, les faits sont beaucoup plus complexes et les courbes de croissance ont un aspect tout autre que celles que nous venons de rencontrer. Il est néanmoins possible de les décomposer en plusieurs segments, et de représenter chacun de ceux-ci par un arc de courbe puissance. Mais comme il faut des chiffres très nombreux et assez précis pour qu'on puisse être assuré qu'une telle décomposition est vraiment naturelle, et comme jusqu'à présent

GRAPHIQUE 31



Dysharmonie du système nerveux de *Notonecta* et de *Tenebrio*

— diamètre moyen du deuxième ganglion thoracique de *Notonecta* ; - - - - diamètre moyen des ganglions abdominaux de *Tenebrio*, en fonction de la longueur totale. Coordonnées logarithmiques.

ces conditions ne sont guère remplies que pour le Rat, je n'insisterai pas sur ce point.

Je dois rappeler enfin que DUBOIS et surtout LAPICQUE ont montré, il y a déjà longtemps, que dans une série homogène de Mammifères ou d'Oiseaux adultes, une loi semblable à celle que nous venons d'utiliser reliait le poids de l'encéphale au poids du corps. Si les animaux comparés appartiennent à la même espèce, le coefficient de dysharmonie est 0,28; s'ils sont d'espèces différentes, il est 0,56, c'est-à-dire très voisin de celui que nous avons rencontré chez les Insectes. Je ne crois d'ailleurs pas qu'il faille voir là autre chose qu'une coïncidence, puisque dans la crois-

sance des Batraciens nous trouvons des constantes très différentes de la précédente.

VII. — Croissance des cellules nerveuses

J'ai dit, au début de ce travail, que je réservais pour un exposé ultérieur l'étude de la croissance cellulaire. Il s'agit là d'un problème complexe, aux modalités très diverses, qui demande à être traité en détail. Je crois cependant opportun de détacher des nombreux documents que j'ai déjà rassemblés sur la croissance des divers types de cellules d'Insectes très variés, quelques données relatives à la croissance des cellules nerveuses, que je résumerai ici. Cette question est si étroitement liée à celle que nous venons d'examiner qu'il est tout naturel d'en donner un aperçu sommaire, quitte à la reprendre quelque jour avec plus de détails.

Mais il convient, au préalable, de donner quelques indications générales que je résumerai brièvement, sans m'embarrasser de figures ni de chiffres. Les lois de la croissance cellulaire présentent d'un groupe d'Insectes à un autre les plus grandes différences. Il peut arriver que la taille des cellules augmente dans d'énormes proportions au cours de la vie larvaire. C'est ce qui se passe pour plusieurs Hyménoptères et Diptères bien étudiés par CH. PÉREZ, et c'est ce que j'ai revu chez *Chaoborus crystallinus*: les cellules larvaires, au terme de leur croissance, sont beaucoup plus grandes que les cellules imaginaires. Dans d'autres groupes d'Holométaboles, Coléoptères, Lépidoptères, les cellules larvaires ne s'accroissent en général que fort peu, ou même conservent jusqu'à la fin la taille qu'elles avaient au début de la croissance. Dans ce cas, les cellules imaginaires peuvent être assez semblables aux cellules larvaires, mais peuvent aussi être un peu plus petites. Parmi les Insectes sans métamorphose, les Hémiptères et les Orthoptères montrent le plus souvent un accroissement de la taille cellulaire graduel et de très médiocre amplitude. Certains tissus cependant montrent à la dernière mue une brusque diminution de taille comparable à celle que l'on observe chez les Insectes à métamorphose (1).

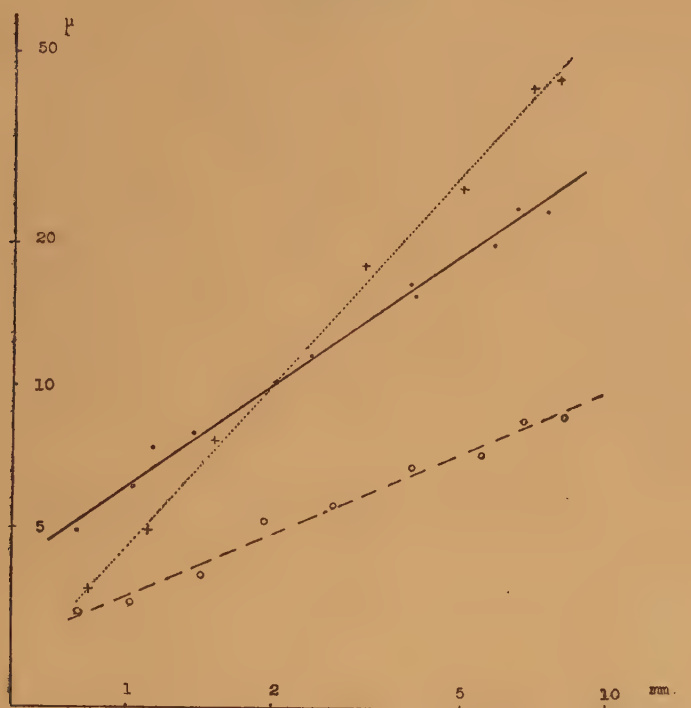
Dans cette diversité de comportement des cellules homologues d'Insectes différents, un type cellulaire semble faire exception. On constate, en effet, que les cellules nerveuses des Coréthres, des Corises et des Dixippes

(1) Les indications que je viens de donner ont un caractère tout à fait global. Certains types cellulaires peuvent faire exception à la règle reconnue valable pour l'ensemble des cellules de l'espèce considérée. Il arrive, par exemple, que chez des formes où la croissance cellulaire est peu marquée, quelques cellules particulières s'accroissent dans des proportions considérables. Mais nous ne pouvons entrer ici dans ces détails, quelque importants qu'ils soient.

croissent à peu près de la même façon, tandis que les autres cellules homologues de ces trois espèces se comportent de façon très dissemblable.

Sur le graphique 32, consacré à *Chaoborus crystallinus*, ont été construites trois courbes. La première donne la croissance des noyaux des cellules nerveuses des ganglions thoraciques, la deuxième celle des noyaux

GRAPHIQUE 32

Croissance des cellules nerveuses de *Chaoborus crystallinus*

----- diamètre moyen du noyau des cellules nerveuses, ——— diamètre moyen du noyau des cellules de l'intestin moyen, diamètre moyen du noyau des cellules de la glande salivaire, en fonction de la distance séparant les flotteurs. Coordonnées logarithmiques.

des glandes salivaires, la troisième celle des noyaux de l'intestin moyen. Le graphique 33 porte les résultats des mesures faites sur *Dixippus morosus* et sur *Corixa sahlbergi*, et permet pour chacune de ces espèces la comparaison des noyaux des cellules nerveuses aux noyaux des cellules de l'intestin moyen (1). Des lignes ponctuées, premières ébauches des courbes

(1) Les mesures ont été faites sur le frais après coloration au Vert de méthyle pour la larve de Coréthre, sur coupes pour les deux autres formes.

que le peu de points dont nous disposons ne permet pas encore de construire exactement, indiquent le sens de variation du phénomène. Pour le *Dixippe*, trois courbes correspondant à trois catégories de cellules sont ébauchées, mais, dans la comparaison qui va suivre, il ne sera naturellement question que de la courbe moyenne, qui correspond d'ailleurs aux cellules de beaucoup les plus nombreuses. On voit que dans les trois animaux que nous comparons, tandis que les noyaux des cellules intestinales se comportent de façon très dissemblable, les noyaux des cellules nerveuses croissent au contraire de façon à peu près parallèle. Les points figuratifs ne s'écartent guère de droites dont la pente est comprise entre 0,40 et 0,45 (1).

Il serait assurément imprudent de conclure de ces quelques chiffres que, chez toutes les espèces d'*Insectes*, la loi de croissance des cellules nerveuses est la même. Bien que l'examen d'autres formes n'ait fait que confirmer les constatations précédentes, on ne pourrait énoncer cette loi avec quelque certitude qu'après avoir examiné des espèces plus variées que je n'ai pu le faire, et mesuré, pour chacune d'elles, des individus de tailles très diverses. Les quelques indications que nous apportons ici sont cependant en si bon accord avec les lois générales de la croissance cellulaire, qu'on peut dès maintenant les considérer comme une traduction approchée de la réalité.

L'étude des *Vertébrés* a montré, en effet, que les cellules nerveuses s'opposaient aux cellules banales, telles que celles de l'épithélium intestinal. Les premières, lorsqu'on les mesure chez des adultes, sont d'autant plus grandes que la taille spécifique est plus grande; suivies au cours de la vie individuelle, elles augmentent de dimensions tant que dure la croissance (2). Les dimensions des secondes, mesurées chez des animaux adultes, présentent des variations spécifiques tout à fait indépendantes des différences de taille des animaux auxquels elles appartiennent,

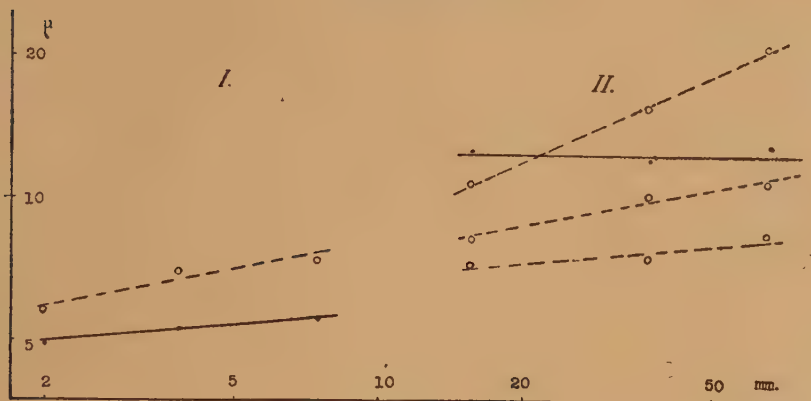
(1) Il serait bon d'ajouter à ces quelques données concernant la croissance des noyaux les données correspondantes relatives à la croissance de la cellule tout entière. Je n'ai malheureusement pas encore réussi à mesurer de façon convenable la dimension de ces cellules. On peut cependant admettre, parce qu'aucune raison ne nous conduit à supposer autre chose, que le parallélisme qui s'observe lorsqu'on compare les noyaux se retrouverait dans la comparaison des cellules. Il est en outre très probable que la loi de croissance de la cellule tout entière est différente de celle de son noyau. On sait en effet que très généralement le noyau croît moins vite que la cellule qui le renferme. J'ai pu, par exemple, constater que dans l'oocyte d'*Hydractinia echinata*, le diamètre du noyau ne croissait que comme la puissance 0,69 du diamètre de l'oocyte. De même en utilisant des chiffres dus à BUSACCA, j'ai pu constater que dans les cellules nerveuses du *Porc*, le volume du noyau croissait très sensiblement comme la puissance $2/3$ du volume de la cellule. On peut donc admettre, à titre d'hypothèse, que les cellules nerveuses des *Insectes* que nous avons étudiés croissent plus vite que la puissance 0,45 du poids et moins vite que la puissance 0,6, suivant laquelle croît l'ensemble des ganglions nerveux. Dans ces conditions, le volume du noyau doit croître plus vite que la puissance 0,75 du volume de la cellule nerveuse. Les déductions qui précèdent ont, il faut le reconnaître, un caractère fort hypothétique, et devront, dès qu'il sera possible, être vérifiées par des mensurations précises. Elles offrent néanmoins une vraisemblance suffisante pour que j'aie cru pouvoir les apporter ici.

(2) D'après DUBOIS (1928), les volumes de cellules nerveuses homologues de Mammifères adultes d'espèces différentes, seraient entre eux comme les puissances 0,28 du poids du corps.

et ne montrent aucun accroissement, de la naissance à l'état adulte (1).

Si, comme il est probable, les faits que nous avons rapportés se confirment et s'étendent, nous retrouverons chez les Insectes le même contraste, les cellules nerveuses des diverses espèces obéissant à une règle commune, tandis que les cellules banales présentent d'une espèce à l'autre

GRAPHIQUE 33

Croissance des cellules nerveuses de *Corixa* et de *Dixippus*

I : - - - - diamètre moyen du noyau des cellules nerveuses des ganglions thoraciques chez *Corixa* ; ——— diamètre moyen du noyau des cellules de l'intestin moyen en fonction de la longueur totale. II - - - - diamètre moyen du noyau des cellules nerveuses des ganglions thoraciques chez *Dixippus* (les trois courbes sont relatives aux cellules grandes, moyennes et petites) ; ——— diamètre moyen du noyau des cellules de l'intestin moyen, en fonction de la longueur totale. Coordonnées logarithmiques.

les comportements les plus disparates. Chez les Vertébrés, où la plupart des cellules ne s'accroissent guère, les cellules nerveuses se singularisent par leur croissance prolongée. Chez les Insectes, les faits peuvent être semblables, mais il peut aussi arriver que les cellules nerveuses s'accroissent beaucoup moins que les cellules des autres tissus. L'extrême diversité des caractères cytométriques des autres tissus ne fait ainsi que rendre plus apparente l'indépendance et la constance des lois qui régissent la croissance des cellules nerveuses et celle du tissu nerveux.

(1) Voir pour un exposé plus précis de la question FAURÉ-FRÉMIET (1925), et Giuseppe LÉVI (1925). J'ai schématisé un peu les faits et laissé de côté une catégorie de cellules, représentée surtout par les cellules musculaires, qui à certains égards est intermédiaire entre les deux catégories que nous venons de distinguer.

INTERPRÉTATION DES LOIS DE DYSHARMONIE

Dans l'introduction qui ouvre ce chapitre et dans l'historique qui la suit immédiatement, j'ai donné les raisons qui m'ont conduit à réunir dans un même exposé l'étude de la croissance d'organes très variés. Je voulais montrer que des unités morphologiques de tous les ordres et de natures extrêmement diverses, allant du système d'organes à la cellule, ou du ganglion nerveux à l'appendice, obéissent dans leur croissance à des lois d'une même forme. On jugera, je l'espère, que ma démonstration est suffisamment probante.

Il faut maintenant interpréter ces résultats.

Rappelons tout d'abord, pour qu'aucun malentendu ne puisse se produire, qu'il ne s'agit là en aucune façon de prétendre que tous les changements de proportion dans les organes d'un Arthropode obéissent à des lois aussi simples que celles que nous venons d'étudier. Il en existe certainement de plus complexes. Les faits acquis jusqu'à présent permettent de croire qu'une analyse, dont la légitimité ne peut se contester, réussira dans certains cas à faire apparaître des lois semblables à celles que nous venons d'étudier. Il se peut aussi que d'autres cas résistent à cet effort de simplification et ne puissent entrer dans le cadre des lois de dysharmonie, si l'on donne à ce terme le sens précis que je lui ai attribué dans ce travail. Il n'en reste pas moins qu'une même loi s'applique à des exemples si nombreux, qu'il serait déraisonnable de ne voir dans cette répétition d'une même formule qu'une simple coïncidence.

Cette multiplicité et cette diversité des circonstances où il est permis de parler de dysharmonie augmentent l'intérêt de cette notion, mais en rendent aussi l'interprétation plus difficile. Il se peut que, dans certains cas, on arrive à en donner une interprétation mécaniste. Je pense en particulier au système nerveux et, bien qu'il soit assez étonnant qu'un Arthropode et un Vertébré puissent obéir à des lois presque identiques j'admettrais assez volontiers que le rôle physiologique éminent de cet appareil puisse quelque jour rendre un compte exact à la fois des dysharmonies de taille et des dysharmonies de croissance. Peut-être aussi la dysharmonie de certains caractères sexuels secondaires trouvera-t-elle dans l'étude des hormones sexuelles, une justification semblable à celle qu'a tenté de donner CHAMPY et qui, bien qu'ingénieuse, ne me paraît pas entièrement satisfaisante. Pour d'autres dysharmonies cependant, comme par exemple celles qui portent sur la forme de telle ou telle partie du corps, on ne voit vraiment pas comment pourrait être abordée l'étude mécaniste du phénomène.

Au reste, à supposer que les mécanismes puissent être connus et que toutes les dysharmonies morphologiques puissent être expliquées, il resterait à en donner une interprétation générale qui rende compte de leurs ressemblances formelles et qui puisse s'appliquer aussi aux dysharmonies chimiques et physiologiques très nombreuses que nous étudierons dans les chapitres suivants. C'est ce que nous allons tenter de faire, sans que rien de ce que nous dirons puisse être considéré comme excluant la recherche des mécanismes propres aux divers cas particuliers.

S'il existe, en dehors des mécanismes particuliers un mécanisme commun à tous les cas, il ne peut se rattacher qu'à une fonction tout à fait générale, commune à tous les tissus et à tous les organes. On pense tout naturellement à la nutrition.

Tous les organes d'un même individu puisent les substances qui assurent leur entretien et leur croissance dans le même milieu sanguin. Dans ce partage des aliments, ils montrent des besoins inégaux, qui dépendent à la fois de leur nature et de leur masse. On peut admettre qu'en première approximation la quantité d'aliments absorbés par un organe en un temps donné est à la fois proportionnelle à la masse de cet organe et à la quantité totale d'aliments consommés pendant le même temps. On peut, d'autre part, supposer qu'une fraction déterminée de l'aliment absorbé sert à la croissance. Ces hypothèses s'écrivent, x étant la masse de l'organe, m celle de l'aliment qu'il absorbe, a la quantité d'aliments absorbés par l'ensemble des organes, λ_1 et λ_2 des constantes :

$$\begin{aligned} dm &= \lambda_1 x da \\ dx &= \lambda_2 dm \end{aligned}$$

d'où l'on tire :

$$dx = \lambda_1 \lambda_2 x da$$

Le même raisonnement peut être fait pour un deuxième organe y , et on aura de même :

$$dy = \mu_1 \mu_2 y da$$

d'où, par élimination de da :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\mu_1 \mu_2}{\lambda_1 \lambda_2} \frac{y}{x}$$

qui par intégration donne une loi de dysharmonie où $\alpha = \frac{\mu_1 \mu_2}{\lambda_1 \lambda_2}$. Si α est égal à 1, les deux organes croissent proportionnellement l'un à l'autre et la

croissance est harmonique. Nous retrouvons bien les faits expérimentaux. L'interprétation que nous venons d'en donner, dont la simplicité est assez satisfaisante, repose assurément sur des hypothèses un peu schématiques, mais la diversité même des cas de dysharmonie ne permettait pas qu'il en fût autrement.

Les raisonnements qui viennent d'être développés s'apparentent d'assez près à ceux qui ont été faits à plusieurs reprises dans l'étude de la croissance globale d'un organisme (1). Ils ont même signification qu'eux et même degré de vraisemblance. Mais ils sont comme eux passibles des critiques que j'ai moi-même formulées dans un travail spécial (1929) auquel je renverrai. Tout en considérant l'interprétation qui précède comme aussi satisfaisante que presque toutes celles qui ont été données des diverses lois de la croissance d'un organisme tout entier, je lui en préférerai une autre plus abstraite. On peut, en effet, en dehors de toute hypothèse mécaniste, présenter la loi de dysharmonie d'une façon qui en rende la signification un peu plus claire. Plaçons-nous dans un cas simple, où les organes, sans rester exactement proportionnels l'un à l'autre, croissent suivant des lois assez voisines sans présenter de discontinuité dans l'intervalle étudié. Leurs poids ou leurs longueurs sont x et y à un moment donné, et deviennent un peu plus tard $x + dx$, $y + dy$. Si la croissance est harmonique $\frac{dy}{dx}$ et $\frac{y}{x}$ sont égaux et constants ; si elle ne l'est pas, $\frac{dy}{dx}$ est plus grand que $\frac{y}{x}$ si ce dernier rapport augmente, plus petit s'il diminue. D'après ce que nous venons de dire, le rapport $\frac{y}{x}$ reste continu et voisin de sa valeur moyenne $\frac{y_0}{x_0}$. Nous pouvons écrire, en remarquant que les deux variables jouent le même rôle dans le raisonnement :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y}{x} \varphi \left(\frac{y}{x} - \frac{y_0}{x_0} \right)$$

où nous savons que $\frac{y}{x} - \frac{y_0}{x_0}$ reste petit dans l'intervalle étudié, que la fonction φ qu'il faut déterminer est égale à 1 si la croissance est harmonique, plus grande que 1 si y croît plus vite que x et plus petite si y croît moins vite que x .

(1) Voir en particulier les recherches de FAURÉ-FRÉMIET sur la croissance des colonies de Vorticelles, et la façon dont j'ai personnellement développé les raisonnements et les hypothèses qu'il avait indiqués — Voir aussi, à un autre point de vue, un travail récent de ROBB.

La loi empirique dont nous avons fait usage revient à admettre qu'à l'approximation des mesures, la fonction φ reste constante.

La loi de dysharmonie apparaît ainsi comme la première et la plus simple approximation de la relation qui unit la croissance de deux organes dont l'un augmente ses dimensions ou son poids un peu plus vite ou un peu moins vite que ne le fait l'autre.

Cette approximation semble d'ailleurs largement suffisante, même lorsque les dysharmonies deviennent assez fortes. Il se peut cependant que, dans certains cas, il faille admettre que φ varie en même temps que y et x , mais cette plus grande précision reste inutile dans tous les cas que nous avons rencontrés.

On doit même se demander si la recherche d'une loi plus précise aurait un sens, dans des cas semblables à ceux dont nous nous sommes occupés. Nous cherchons une relation entre deux grandeurs concrètes que bien des causes étrangères à la croissance peuvent faire varier. Quand nous écrivons entre ces deux variables une relation fonctionnelle, nous négligeons tous les facteurs individuels et toutes les conditions de milieu, qui font que deux individus ne sont jamais tout à fait identiques. Mais ces facteurs n'en existent pas moins et leur action, infiniment variable, interdit à la croissance de suivre avec rigueur une loi mathématique quelle qu'elle soit. De sorte qu'il se pourrait que la recherche d'une deuxième approximation fût tout à fait illusoire.

Quoi qu'il en soit, l'interprétation des lois de dysharmonie qui vient d'être donnée, sans expliquer leur mécanisme, justifie complètement l'emploi général que beaucoup d'auteurs et moi-même en faisons à l'heure actuelle (1).

Peu de mots nous suffiront pour conclure.

La croissance d'un organisme s'accompagne toujours de changements dans sa morphologie interne ou externe. Lorsque ces changements sont peu accusés et qu'ils portent sur des unités morphologiques aisément mesurables, on constate que, dans tous les cas rencontrés jusqu'à présent, ils obéissent, quelles que soient l'importance, la nature ou la structure de ces unités, à des règles, diverses dans leurs modalités, mais semblables dans leur principe. Ces lois de dysharmonie trouvent leur justification théorique dans leur simplicité même. Leur domaine d'application, plus étendu de jour en jour, comprend maintenant des lois en apparence beaucoup plus complexes, qui s'expliquent par la soumission successive d'un

(1) CHAMPY, ayant à exprimer la relation d'un variant sexuel à l'organisme tout entier, a adopté une formule parabolique, qui n'est qu'un cas particulier des lois de dysharmonie, celui où $\alpha = 2$. Il se trouve que dans le cas où il a essayé de la vérifier, celui des mandibules du *Lucane*, α est précisément voisin de 2. Tout ce que nous avons vu dans ce chapitre prouve qu'il ne s'agit là que d'une coïncidence.

même organe à deux ou trois lois de dysharmonie distinctes. Il serait cependant imprudent d'affirmer qu'il doive toujours en être ainsi et qu'aucune courbe de croissance ne restera réfractaire à cet effort de simplification. Il est, au contraire, bien probable que les remaniements de grande amplitude qui se passent au cours de certaines ontogénèses échappent à cette règle, qu'on ne peut justifier que pour des changements de proportions relativement faibles. Mais lorsque la croissance prédomine de beaucoup sur la morphogénèse, la loi de dysharmonie apparaît comme le guide le plus sûr que nous ayons pour étudier la croissance des organes et peut, à juste titre, être considérée comme une des lois élémentaires du développement.

RÉSUMÉ

On observe chez les Insectes de très nombreuses dysharmonies, qui peuvent porter sur des unités anatomiques très diverses. La plupart sont indépendantes de la sexualité. Toutes celles qui ont été étudiées dans ce chapitre se représentent de façon très satisfaisante par une courbe puissance : $y = Kx^a$, où y est soit le poids, soit la longueur d'un organe ou d'une partie du corps, et x le poids ou la longueur du corps tout entier.

Le *Lucanus cervus* mâle présente, en dehors de la dysharmonie, bien connue, des mandibules, une dysharmonie moins accentuée de la tête. L'œil de *Dixippus morosus* présente une dysharmonie négative par rapport à la tête et celle-ci croît à son tour moins vite que le corps tout entier. Chez plusieurs Brachyures, la région antérieure de la carapace présente une dysharmonie négative plus ou moins accentuée selon les espèces.

Les ommatidies de l'œil composé d'un Insecte ou d'un Crustacé augmentent en nombre et en dimension au cours de la croissance; leur surface est liée à la longueur totale par une relation de dysharmonie, dont le coefficient varie beaucoup avec les espèces. Entre imagos de tailles différentes, appartenant à une même espèce ou à deux espèces voisines existent également des relations de dysharmonie semblables aux précédentes.

Les dimensions linéaires des ganglions nerveux des Insectes et des Brachyures augmentent moins vite que la taille de l'animal et croissent à peu près comme la puissance 0,6 de la longueur totale.

Des données encore fragmentaires m'ont montré que dans les divers groupes d'Insectes, les cellules homologues croissent suivant des lois très variables. Cette diversité n'a, semble-t-il, pas de répercussion sur la loi

de croissance des cellules nerveuses, qui se comportent à peu près de même chez un Diptère, dont les cellules intestinales croissent beaucoup au cours de la vie larvaire, chez un Hémiptère où elles croissent peu, et chez un Orthoptère où leur taille reste constante. Ces faits sont en parfait accord avec les notions apportées par l'étude des Vertébrés.

Une même fonction très simple de la forme $y = Kx^a$ traduit, de façon aussi exacte que le permet la précision des mesures, les dysharmonies très variées dont nous avons fait l'étude. Cette *loi de dysharmonie* a été appliquée par un certain nombre d'auteurs à l'étude de la croissance d'organismes appartenant à des groupes très divers et permet dans bien des cas d'interpréter des croissances en apparence beaucoup plus complexes. Il est légitime de la considérer comme une des lois les plus générales de la croissance.

Une tentative d'explication de la loi de dysharmonie doit nécessairement s'appuyer sur des phénomènes biologiques très généraux. Il est possible de retrouver assez simplement son expression analytique en invoquant les lois de la nutrition. Cependant, il paraît de beaucoup préférable de n'y voir que la première et la plus simple approximation de la relation qui unit la croissance de deux organes dont l'un augmente ses dimensions un peu plus vite ou un peu moins vite que ne fait l'autre.

CHAPITRE III

CROISSANCE BIOCHIMIQUE DE *TENEBRIO MOLITOR* ET DE *GALLERIA MELLONELLA*

Au cours de la vie d'un animal, forme, structure et composition chimique varient simultanément et, pour un animal normal soumis à un régime défini, la croissance biochimique est aussi déterminée que la croissance morphologique à laquelle elle est nécessairement liée.

Aussi ai-je été tout naturellement conduit à une étude chimique sommaire de la croissance des Insectes. Là, plus qu'ailleurs, j'ai eu le regret de devoir me limiter, en laissant de côté bien des problèmes intéressants. Telle qu'elle est cependant mon étude suffira, je l'espère, à mettre en lumière une face du problème de la croissance qui, à ce qu'il me semble, présente une certaine importance.

Limité aux Insectes, l'historique de la biochimie de la croissance serait extrêmement bref ; étendu aux divers groupes du règne animal, il risquerait sans grand profit d'être interminable. Je citerai tout à l'heure quelques noms et quelques faits. Pour l'instant, je voudrais, en un examen rapide, situer d'un point de vue personnel les questions auxquelles j'attache le plus d'importance.

Deux questions me paraissent dominer le problème biochimique de la croissance. Il est encore impossible de leur donner une réponse, et je me hâte de dire que, tout en apportant des documents qui peuvent contribuer à les résoudre, je ne prétends pas y répondre moi-même.

La première pourrait se formuler ainsi : Existe-t-il des changements biochimiques strictement corrélatifs de la croissance, que l'on retrouverait partout identiques sous la diversité des changements contingents propres à tel groupe ou à telle espèce ; ou, au contraire, un organisme (1) peut-il croître en conservant une composition chimique rigoureusement fixe ?

La deuxième question peut s'énoncer : La différence de taille entre

(1) J'insiste sur le mot « organisme ». Pour une population homogène de protistes ou de cellules en culture, le problème ne se pose pas.

espèces voisines est-elle corrélative de différences systématiques dans la composition biochimique des individus comparés ?

Ces deux problèmes, sans être indépendants, devront cependant être résolus séparément. Du second, nous n'aurons guère à nous occuper ici : aussi me bornerai-je à renvoyer aux recherches sur « la grandeur du métabolisme en fonction de la taille » dans lesquelles j'ai montré que, contrairement à une opinion assez répandue parmi les physiologistes (1), rien n'oblige à supposer que la composition chimique d'un animal adulte est fonction de sa taille.

Le premier problème nous intéresse ici plus directement. Dans ce cas, les faits indiquent, sans aucun doute possible, qu'au cours de la croissance se produisent des changements biochimiques souvent très notables. Seulement que signifient précisément ces changements ? C'est ce qu'il est assez malaisé de savoir. Si l'on possède, en effet, beaucoup de données numériques relatives à divers constituants d'animaux assez variés, il est singulièrement plus rare que ces déterminations soient assez nombreuses et assez précises pour permettre la construction d'une courbe. Seul le développement embryonnaire de quelques animaux, le Poulet en particulier, a été étudié avec quelque détail. Il n'est pas besoin d'être grand morphologiste pour savoir l'importance des changements de toutes sortes qui se passent au cours d'une embryogénèse. De sorte que, tout naturellement, les courbes traduisant la croissance des divers constituants chimiques se montrent généralement complexes et d'analyse difficile.

Nous retrouvons en somme dans ce cas, sous un aspect à peine différent, la difficulté que nous avons déjà rencontrée à propos des dysharmonies morphologiques : un changement trop grand de forme ou d'organisation est impossible à analyser. Dans une étude méthodique, il faut s'attacher d'abord aux changements de faible amplitude, à ceux qui ne représentent que des correctifs à une constance presque parfaite, et qui se produisent dans un être qui, en grandissant, reste presque semblable à lui-même. La seule méthode rationnelle qui permettrait de déceler, s'il en existe vraiment, des changements chimiques essentiels à la croissance, serait d'étudier, dans des groupes divers, un certain nombre de types de croissance presque harmoniques. De telles études n'ont presque jamais été faites ; là, comme ailleurs, ce sont les édifications complexes ou les vastes remaniements qui ont accaparé l'attention au détriment des changements plus humbles que réalise la croissance de chaque jour.

Chez les Insectes, alors que des points assez divers de la chimie des méta-

(1) Voir sur ce point LE BRETON et SCHAEFFER (1923), et LE BRETON (1927).

morphoses ont été déjà abordés, les travaux relatifs à la chimie de la croissance sont encore peu nombreux.

STRAUSS, étudiant l'Abeille, a analysé tous les jours les animaux d'un élevage, depuis l'éclosion jusqu'à la fin de la métamorphose. Les stades larvaires sur lesquels il a fait porter ses dosages ne sont pas assez nombreux pour permettre la construction de courbes. Ils montrent qu'au cours de la vie larvaire s'accumulent, sans qu'on puisse préciser la forme de cette croissance, des réserves de glycogène et de graisses qui, pour la plus grande partie, seront utilisées pendant la métamorphose.

Chez l'Œstre du Cheval, étudié par KEMNITZ, la teneur en graisses croît de la même façon, tandis qu'au contraire le glycogène, fort abondant au début de la vie larvaire, voit sa teneur passer par un maximum pour décroître ensuite de plus de moitié.

Bien que le Ver à soie ait été l'objet de recherches nombreuses, les données que nous possédons au sujet de sa croissance biochimique sont encore très insuffisantes. KELLNER a pratiqué des dosages variés sur des animaux recueillis à la fin de chacun des stades larvaires. Ce choix a l'avantage de faire porter les analyses sur des animaux aussi comparables que possible et l'inconvénient de ne fournir que cinq chiffres pour chaque constituant (1). Autant qu'il est permis d'en juger, d'après ces quelques données, la teneur en eau croît jusqu'à la quatrième mue et décroît ensuite. La composition des substances sèches est également variable. Les graisses, très abondantes à l'éclosion, voient leur teneur s'abaisser rapidement dans les premiers jours de la vie larvaire, puis s'élever graduellement jusqu'à la métamorphose, à une valeur proche de la valeur initiale. Le glycogène, peu abondant dans les premiers stades, s'accumule dans le corps des Chenilles après la quatrième mue. Les variations de la teneur en azote de la même espèce ont été étudiées par LUCIANI et LO MONACO, mais leurs dosages ayant porté sur des animaux qui n'avaient pas jeûné et dont le tube digestif était plein, sont d'une interprétation difficile.

CROISSANCE BIOCHIMIQUE DE *TENEBRIO MOLITOR*

I. — Matériel

Mes recherches chimiques portent en premier lieu sur la larve de *Tenebrio molitor*, qui m'a paru présenter des avantages très notables à côté d'inconvénients de peu de gravité. Ces larves, qui se trouvent dans le

(1) Six, en y comprenant les résultats relatifs aux animaux venant d'éclore. Mais ceux-ci renferment encore des réserves vitellines et diffèrent à bien des points de vue des larves plus âgées.

commerce, s'élèvent aisément au laboratoire. Bien qu'une alimentation renfermant des débris d'origine animale semble leur être particulièrement favorable, on les nourrit parfaitement à l'aide de farine mêlée de son. Ce dernier régime m'a permis de les élever par milliers à partir de l'œuf et de les conduire sans mortalité notable à l'état adulte. La croissance larvaire des *Tenebrio*, moins considérable que celle des Vers à soie, est cependant importante, la larve passant de 0,5 milligramme à 150, 200 et parfois même 250 milligrammes ; elle multiplie donc par 300 ou 500 son poids initial. La métamorphose se produit d'ordinaire, dans les conditions de mes élevages, chez des animaux pesant de 120 à 160 milligrammes. Mais elle s'observe parfois à partir de 60 milligrammes, plus souvent à partir de 80 milligrammes ou peut, au contraire, ne se produire qu'à partir de 200 ou même 250 milligrammes. Je n'ai pu, malheureusement, en raison de la taille très minime des individus les plus jeunes, faire porter mes dosages sur la totalité de cette croissance, mais j'ai cependant, pour certains constituants, étudié des animaux dont le poids variait de 1 à 100 ou 200 et, dans les cas les moins favorables, la zone explorée correspondait à un passage du poids du simple au vingtuple.

C'est toujours au poids qu'ont été rapportés mes dosages. Il ne pourrait, pour bien des raisons, être question de les rapporter à l'âge. Il y aurait d'abord une impossibilité matérielle à connaître cet âge, en raison du nombre même d'animaux utilisés à diverses fins (1). En outre, comme cela a été dit dans un chapitre précédent, des différences très notables peuvent se manifester entre individus élevés côte à côte, dans des conditions exactement semblables. Si les conditions de nourriture, de température, diffèrent tant soit peu, les différences peuvent devenir considérables et, dans un élevage qui doit durer plusieurs mois, de telles variations sont inévitables. C'est donc au poids que doivent être raisonnablement rapportés les dosages ; on peut ensuite, si l'on veut, calculer d'après la courbe de la page 58 l'âge correspondant et construire des courbes traduisant la variation des divers constituants en fonction de l'âge.

Le nombre des mues étant variable et toujours élevé dans les conditions où je me suis placé, j'en ai fait abstraction dans la constitution des lots soumis à l'analyse et me suis borné à réunir des animaux de même taille (2). Lorsque le lot préparé pour l'analyse ne comprend qu'un nombre peu élevé d'individus, ceux-ci peuvent être choisis très semblables : quelques

(1) Le nombre des individus employés pour diverses analyses a dépassé de beaucoup vingt mille.

(2) On remarquera d'ailleurs que les analyses portent parfois sur des animaux de taille supérieure à la taille maximum donnée sur le graphique 10. Il s'agit d'individus exceptionnels, ou bien d'individus élevés dans des conditions plus favorables que celles que j'ai adoptées dans les séries dont j'ai tracé les courbes de croissance.

vérifications m'ont montré que, dans ce cas, le poids des individus les plus lourds ou les plus légers ne s'écartait guère de plus de 10 pour 100 de la moyenne. Pour un lot plus important, il est inévitable que l'homogénéité soit moindre, mais je ne pense pas que les écarts aient jamais dépassé 25 pour 100. On verra tout à l'heure qu'en général cette faible hétérogénéité est sans importance, et qu'elle ne peut affecter de façon perceptible le résultat de l'analyse que dans des cas très exceptionnels.

Avant la constitution des divers lots, les animaux étaient soumis à un jeûne préalable de 24 heures. La régularité même des résultats obtenus justifie d'ailleurs complètement, *a posteriori*, la façon dont j'ai procédé. Les lots ainsi constitués étaient d'importance inégale, selon la nature du dosage à pratiquer et la taille des animaux. Dans la mesure du possible, et pour obtenir pour toutes les mesures la même précision, tous les dosages d'une même substance ont été pratiqués sur des poids de larves sensiblement égaux. En outre, les dosages ont été souvent faits en double ; sinon, deux lots au moins d'animaux de taille très voisine ont été analysés séparément.

II. — Techniques

Le présent travail n'est pas à proprement parler un travail de biochimie et ne prétend pas être complet.

Ne disposant d'ailleurs, malgré l'importance de mes élevages, que de lots d'animaux pesant au maximum quelques grammes et rassemblés parfois à grand'peine, j'ai dû renoncer à certains dosages, pour lesquels il aurait fallu sacrifier un trop grand nombre de larves. Pour cette raison, je n'ai étudié qu'un nombre assez restreint de constituants. Néanmoins, ceux dont j'ai fait l'étude donnent déjà une assez bonne idée de la croissance biochimique des *Tenebrio*, à cela près que je n'apporte aucun renseignement sur les glucides.

J'indique ci-après les techniques dont j'ai fait usage et qui ne présentent d'ailleurs, sauf en ce qui concerne le carbone, rien d'original. J'ai le plus souvent employé à peu près strictement les techniques mises au point par САИИ et БОНОР dans leur étude de la croissance biochimique du Poulet.

Eau. — La teneur en eau a été déterminée par trois procédés. Suivant l'utilisation ultérieure qui devait être faite du lot étudié, la dessiccation à poids constant a été pratiquée, soit à l'étuve à 100°-102°, soit dans le vide de la trompe à eau en présence d'anhydride phosphorique à 60°-70°. Bien que l'aspect du matériel desséché soit assez différent suivant le

procédé utilisé, les poids secs obtenus dans l'un et l'autre cas sont tout à fait comparables. Un certain nombre de chiffres ont été déterminés sur des lots extraits à l'alcool dans l'appareil de Kumagawa, en faisant la somme des poids de la substance sèche dégraissée, des graisses et des extractifs. Peut-être sont-ils un peu plus faibles que ceux qui ont été déterminés par les deux premières techniques, mais la différence est si médiocre que je n'ai pu en tenir compte.

Azote total. — L'azote total a été déterminé sur un poids de substances sèches de l'ordre de 500 milligrammes, par kjeldallisation. La destruction des substances organiques était activée par l'addition d'oxalate de potasse à l'acide sulfurique, et le chauffage était prolongé une heure au moins après décoloration complète. L'ammoniac formé était, après distillation dans un courant de vapeur d'eau, titré par alcalimétrie à l'aide de solutions N/20.

Phosphore total. — Le phosphore total a été déterminé sur une quantité de substances sèches ayant d'ordinaire un poids de l'ordre de 500 milligrammes. La minéralisation a été pratiquée par le mélange nitrosulfurique, la quantité d'acide sulfurique employée étant mesurée. Le phosphore a été précipité à l'état de phosphomolybdate d'ammonium dans des conditions exactement comparables d'une expérience à l'autre. Le précipité recueilli sur un filtre en verre poreux d'Iéna a été lavé, séché et pesé selon PREGL.

Carbone. — Un certain nombre de déterminations de carbone total ont été pratiquées par un procédé que je n'ai jamais vu préconiser et qui, cependant, m'a donné des résultats très satisfaisants.

La combustion des animaux desséchés est pratiquée dans la bombe calorimétrique sous 20 atmosphères d'oxygène. Une quantité connue d'une solution de soude décarbonatée, et dont le titre exactement déterminé est voisin de la normale, est versée préalablement dans la bombe. Après combustion, l'appareil est secoué énergiquement à cinq ou six reprises pendant 15 ou 20 secondes. Après évacuation lente de l'oxygène et ouverture de la bombe, le couvercle et les parois sont lavés avec une solution diluée de chlorure de baryum additionnée de phtaléine, jusqu'à neutralité des liquides de lavage. L'alcalinité résiduelle du liquide rassemblé au fond de la bombe et additionné d'une quantité suffisante de chlorure de baryum en solution concentrée, est titrée par l'acide chlorhydrique normal jusqu'à neutralité à la phtaléine.

Le procédé appliqué correctement à un poids d'acide benzoïque pur

compris entre 100 et 600 milligrammes, permet de retrouver la quantité de carbone théorique à 1 pour 100 près.

En appliquant aux larves de *Tenebrio*, dont la combustion à la bombe est complète, comme me l'avaient montré les recherches qui seront exposées dans le chapitre suivant, la technique précédente, j'ai obtenu également des résultats satisfaisants. Cependant, dans ce cas, la réaction propre des cendres et la production éventuelle d'acide azotique ou sulfurique pourraient fausser légèrement le dosage. On corrige aisément cette erreur en recueillant dans une capsule le liquide sur lequel a été pratiqué le titrage précédent et en titrant à chaud l'alcalinité totale. La correction est d'ailleurs très faible.

Graisses totales. — Des animaux représentant, en général, un poids d'une dizaine de grammes, sont précipités dans l'alcool à 95° bouillant, l'ébullition étant prolongée une demi-heure. Ils sont conservés dans ce liquide ou dans de l'alcool neuf, puis broyés et extraits à l'alcool dans l'appareil de Kumagava pendant un temps variant de 12 à 18 heures, suivant l'importance du lot analysé. Les alcools de conservation et d'extraction réunis sont évaporés à sec au bain-marie en s'aidant du vide, et le résidu sec repris à l'ébullition par le benzène anhydre. Une partie de l'extrait est évaporée, séchée dans le vide à 60° et pesée.

Phosphore lipidique. — Une portion de l'extrait benzénique obtenu précédemment est débarrassée de son benzène par évaporation et minéralisée par le mélange nitrosulfurique. La suite du dosage se fait comme il est dit plus haut.

Le *poids sec dégraissé* est déterminé très simplement par dessiccation à 100° du résidu d'extraction par l'alcool.

Azote protéique. — J'ai déterminé la teneur en azote du résidu d'extraction préalablement pulvérisé, soit en opérant, comme il est dit plus haut, sur la substance telle quelle, soit en faisant précéder le dosage de deux extractions par l'eau acétique bouillante, afin d'éliminer les extractifs qui peuvent avoir échappé à l'alcool. Les chiffres ainsi obtenus donnent approximativement l'azote protéique (1).

Phosphore nucléique. — Sur 400 à 800 milligrammes du résidu d'extraction est pratiquée la technique de PLIMMER et SCOTT. Le phosphore est dosé pondéralement comme d'ordinaire.

(1) Cf. p. 155.

Cendres. — Incidemment, en poursuivant d'autres recherches (1), j'ai pu déterminer, avec une précision assez médiocre d'ailleurs, la teneur en cendres en pesant le résidu laissé par la combustion de 1 ou 2 grammes de larves dans la bombe calorimétrique.

L'application à mon matériel des techniques précédentes m'a fourni des résultats de précision et de valeur inégales dont je ferai la critique lorsque seront étudiés successivement les divers constituants.

III. — Calcul et traduction graphique du résultat des analyses

Les tableaux I à IX, relatifs aux divers constituants, qui rassemblent les résultats de l'étude chimique de la croissance des larves de *Tenebrio*, telle que je l'ai limitée, expriment la quantité y de substance en fonction du poids frais x des larves, puisque, comme je l'ai déjà dit, la seule commune mesure que nous puissions prendre est le poids global de l'animal étudié. J'ai pensé qu'il n'y avait pas lieu de faire figurer dans ces tableaux les données numériques traditionnelles dérivées par calcul des précédentes, telles que teneur par rapport au poids frais, variation absolue ou relative de cette teneur pour un accroissement de poids déterminé.

Tous les résultats ont été traduits graphiquement, et, dans ce chapitre comme dans le précédent, j'ai fait un usage exclusif des coordonnées logarithmiques. Dans une étude du genre de celle-ci, où les variations absolues des constituants importent beaucoup moins que leurs variations relatives, elles offrent de si grands avantages qu'on doit les préférer aux coordonnées arithmétiques généralement employées.

Le mode de représentation adopté doit nous guider dans le choix des lots préparés pour les analyses. Pour que les points soient répartis de façon à peu près uniforme sur la courbe — condition nécessaire à une interpolation convenable — il faut que les animaux analysés aient des poids croissant en progression à peu près géométrique. Sans m'astreindre rigoureusement à cette condition, ce qui eût été une contrainte déraisonnable et disproportionnée au but poursuivi, j'ai essayé d'y satisfaire de façon approximative.

Il se trouve, on le verra, que, pour chacun des constituants étudiés,

(1) Cf. p. 202.

les points figuratifs ($\log y$, $\log x$) ainsi déterminés se placent avec une approximation satisfaisante sur une droite dont la pente, peu différente en général de l'unité, est caractéristique du corps dosé. La construction de la droite d'interpolation ne présente aucune difficulté et se fait par simple ajustement graphique. Les graphiques 34 à 46 montrent avec quelle fidélité elle traduit le plus souvent les résultats de l'expérience.

Cette bonne concordance des données expérimentales et d'une courbe d'interpolation simple, dont la forme analytique prête à des considérations variées, présente, on le conçoit, un réel intérêt. J'en ai tiré parti à différents points de vue.

Il faut cependant prendre garde que d'autres courbes, de formes analytiques variées, impliquant des conséquences notablement différentes des précédentes, traduiraient tout aussi bien les faits. Je reviendrai par la suite assez longuement sur cette face de la question, mais je tenais à marquer dès maintenant, pour qu'aucun malentendu ne puisse se produire à ce sujet, que je n'ai jamais attribué à la formule qui revient à chacune des pages de ce chapitre, de mérite plus éminent que celui de la commodité et de la simplicité. Aussi n'aurais-je point d'hésitation à en employer d'autres si quelque raison me conduisait à le faire.

Cette formule est, on l'a déjà remarqué, celle-là même que l'on emploie de plus en plus fréquemment dans l'étude des dysharmonies morphologiques, et qui nous a été précieuse pour systématiser les faits décrits dans le chapitre précédent. Nous la retrouvons ici sous un aspect nouveau et nous aurons naturellement à nous demander comment on doit interpréter ce double rôle d'une même fonction. La réponse ne paraîtra peut-être pas à tous, on peut le craindre, d'une précision décisive. Quelque fâcheux que ce puisse être, il n'y a pas là de motif suffisant pour nous empêcher d'employer dans les deux cas une même formule également pratique. Grâce à elle, s'introduira tout naturellement la notion de *croissance biochimique dysharmonique*, tout à fait comparable à celle de croissance morphologique dysharmonique, et qui nous rendra les mêmes services.

La croissance d'un constituant quelconque y étant exprimée en fonction du poids x par une relation de la forme $y = Kx^\alpha$, sera entièrement définie par deux paramètres ; α est la pente de la droite qui représente la fonction en coordonnées logarithmiques et ne dépend pas de l'unité de poids adoptée ; K représente la quantité y de substance dosée renfermée dans un animal pesant le poids unité. Comme tous mes dosages n'ont pu porter sur des animaux pesant 1 milligramme, mais que, par contre, j'ai presque toujours analysé des larves pesant 10 milligrammes, je prendrai comme unité le centigramme. Dans tout ce qui suit, K représente donc la teneur en la substance dosée d'une larve de 1 centigramme.

IV. — Résultats expérimentaux

a) EAU ET SUBSTANCES SÈCHES TOTALES

Tous les dosages que j'ai pratiqués m'ont permis de déterminer, par l'une ou l'autre des techniques indiquées plus haut la teneur en eau des animaux étudiés. C'est dire que, sur ce point je possède des données particulièrement nombreuses. Je ne les donnerai naturellement pas toutes ici. En réunissant les résultats relatifs à des animaux de même taille et en calculant des moyennes, j'ai réduit à 24 le nombre des lots comparés, (tableau I; graphiques 34 et 35).

TABLEAU I

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)
2,01	0,73	1,28	45,0	18,5	26,5
2,94	1,07	1,87	50,9	21,4	29,5
4,42	1,59	2,83	63,8	26,8	37,0
5,32	2,00	3,32	76,5	33,3	43,2
6,75	2,56	4,19	91,3	39,3	52,0
8,01	3,05	4,96	107,5	47,0	60,5
9,45	3,58	5,87	119,4	53,7	65,7
14,5	5,79	8,71	130,5	58,5	72,0
20,2	7,85	12,35	150,0	67,5	82,5
26,3	10,6	15,7	172,1	77,5	94,6
32,2	12,9	19,3	201,0	88,7	112,3
37,4	15,2	22,2	238,5	106,5	132

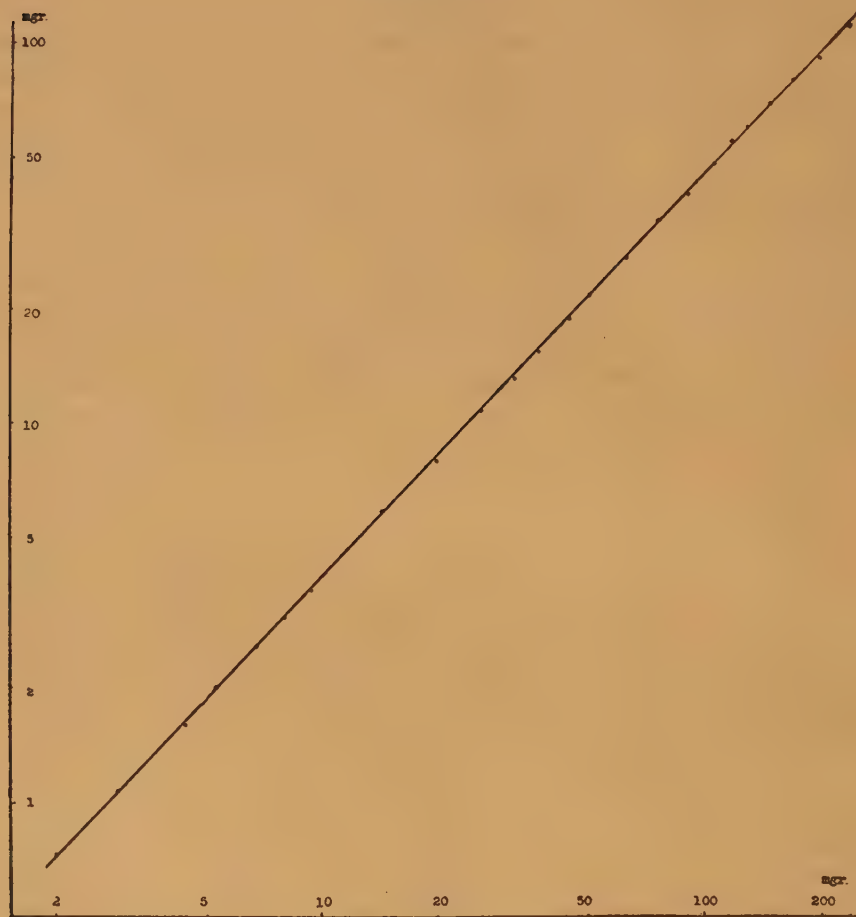
On voit que les courbes d'interpolation tracées en coordonnées logarithmiques sont des droites et que les lois que nous cherchons sont représentées d'une façon très exacte par des équations de la forme $y = Kx^\alpha$, x étant le poids frais et y , suivant les cas, le poids sec, l'eau, la teneur en eau ou la teneur en substances sèches. Les constantes ont pour valeur, dans les quatre cas envisagés :

$K = 0,385$	$\alpha = 1,06$	pour le poids sec.
$K = 0,385$	$\alpha = 0,06$	pour la teneur en substances sèches.
$K = 0,615$	$\alpha = 0,975$	pour l'eau.
$K = 0,615$	$\alpha = -0,025$	pour la teneur en eau.

les K étant déterminés à 0,02 et les α à 0,01 près.

Les mêmes courbes tracées en coordonnées usuelles sont des arcs de courbe puissance. Nous nous contenterons ici de la constatation de l'accord entre les formules qui viennent d'être proposées et les résultats de l'expé-

GRAPHIQUE 34



Substances sèches de *Tenebrio molitor*

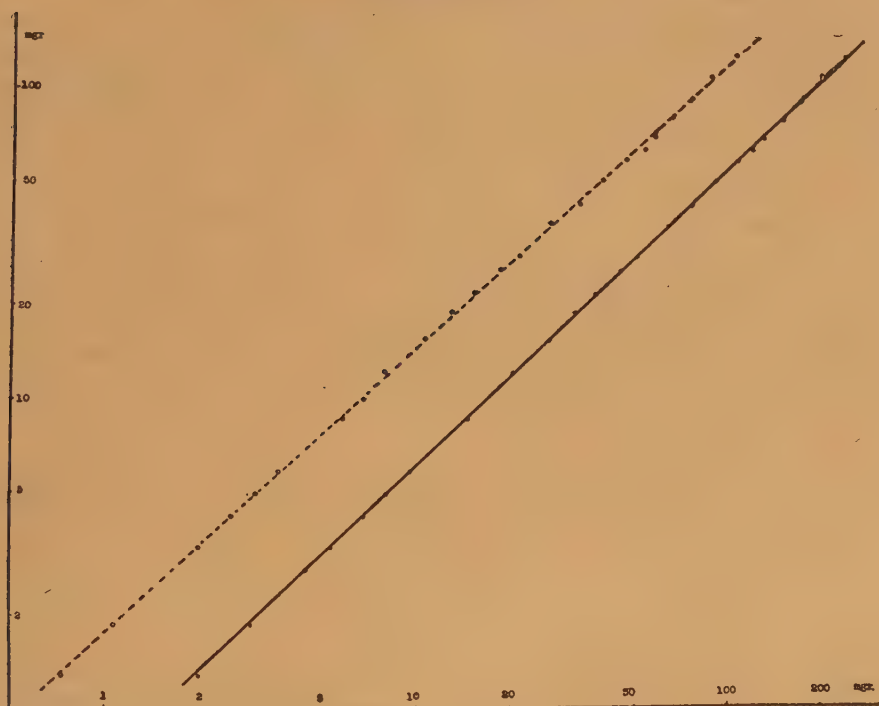
En fonction du poids frais. Coordonnées logarithmiques.

rience. Il y aura lieu d'examiner plus loin s'il est possible de donner à ces formules une signification rationnelle; mais pour l'instant, les résultats pratiques nous importent seuls, et nous nous en tiendrons à la fonction puissance, commode et simple.

Dans tout l'intervalle étudié, de 1 à 200 milligrammes, la loi de crois-

sance des deux constituants reste la même. Chaque fois que le poids double, le poids sec est multiplié par 2,085, l'eau par 1,965, la teneur en substances sèches par 1,042, la teneur en eau par 0,982. Autrement dit, à chaque doublement de poids, le poids sec augmente de 108,5 pour 100 et la teneur en substances sèches de 4,2 pour 100 ; en même temps, la quantité d'eau

GRAPHIQUE 35



Eau de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

augmente de 96,5 pour 100, mais la teneur en eau diminue de 1,8 pour 100. L'enrichissement en substances sèches et l'appauvrissement corrélatif en eau suivent donc une loi parfaitement régulière sans présenter aucun accident. En particulier, la préparation à la métamorphose n'apporte aucune perturbation visible. Rappelons que la métamorphose peut se produire, dans quelques très rares cas, chez des larves de 60 milligrammes, plus souvent à partir de 80 milligrammes, très couramment entre 100 et 160 milligrammes, et moins souvent à des poids plus élevés. On voit que rien de particulier n'apparaît dans cette région de nos courbes. Il

importait d'insister ici sur ce fait que nous ne retrouverons pas chez les *Galleria*.

J'ai, dans ce qui précède, rapporté mes résultats au poids frais ; mais, à l'heure actuelle, on traduit de plus en plus souvent les faits de cet ordre en exprimant la quantité d'eau contenue dans l'animal par gramme de substances sèches, ou inversement la quantité de substances sèches dispersée dans un gramme d'eau. Le graphique 35 porte en coordonnées logarithmiques la courbe eau en fonction du poids sec. Là encore, nous trouvons une droite, ce qui, étant donnés les résultats obtenus plus haut, est tout à fait naturel. Ses caractéristiques sont :

$$\begin{array}{lll} K = 1,42 & \alpha = & 0,92 \quad \text{pour l'eau.} \\ K = 1,42 & \alpha = - & 0,08 \quad \text{pour l'eau par gramme sec.} \end{array}$$

La précision est également très bonne. Pour chaque doublement de poids, la quantité d'eau contenue dans un animal est multipliée par 1,89 (soit une augmentation de 89 pour 100) ; et l'eau par gramme sec, par 0,945 (soit une diminution de 5,5 pour 100) (1).

b) GRAISSES, SUBSTANCES SÈCHES DÉGRAISSÉES, EXTRACTIFS ET CENDRES

Les techniques qui ont été indiquées au début de ce chapitre permettent de séparer les substances sèches en trois fractions qui, d'ailleurs, renferment chacune plusieurs constituants. Ce sont les graisses totales, les extractifs et les substances sèches dégraissées, c'est-à-dire trois mélanges plus ou moins complexes, bien définis du point de vue analytique sinon du point de vue biochimique ou physiologique. Chacun d'eux croît suivant sa loi propre que nous allons essayer de dégager.

1. — Graisses totales

Les lipides totaux, isolés par une double extraction à l'alcool et au benzène, représentent une fraction importante du poids sec et augmentent d'ailleurs plus vite que ce dernier ; la croissance s'accompagne d'une accu-

(1) Il convient de n'attacher aux pourcentages dont varient les teneurs en eau ou en substances sèches qu'une importance très secondaire. Ces chiffres varient, en effet, si vite avec la deuxième décimale de α qu'ils ne peuvent être déterminés que de façon très grossière ; ils ne peuvent avoir que la valeur d'indications approximatives d'un ordre de grandeur.

mulation de réserves adipeuses qui trouveront leur emploi pendant la métamorphose.

Les chiffres obtenus dans mes dosages sont consignés dans le tableau II et se trouvent reportés sur le graphique 36; ici encore nous trouvons des droites dont les caractéristiques sont :

$$\begin{array}{lll} K = 0,115 & \alpha = 1,13 & \text{par rapport au poids frais.} \\ K = 0,335 & \alpha = 1,06 & \text{par rapport au poids sec.} \end{array}$$

Leur pente est donc nettement plus forte que celle des droites rencontrées jusqu'à présent.

Les points figuratifs des graphiques sont encore assez bien alignés

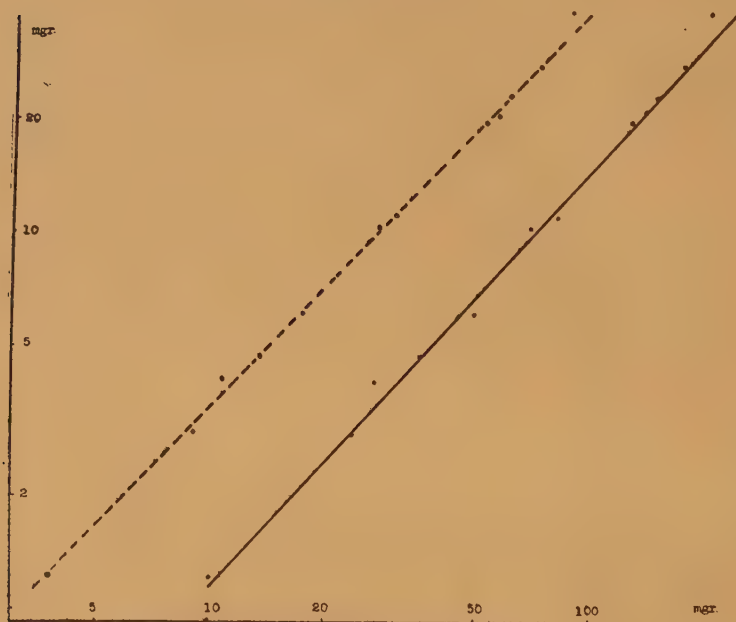
TABLEAU II

Poids frais (en mgr.)	Poids sec dégraissé (en mgr.)	Graisses (en mgr.)	Extractifs (en mgr.)	Poids sec total (en mgr.)	Eau (en mgr.)
10,0	2,18	1,22	0,36	3,76	6,24
23,9	5,35	2,98	0,73	9,06	14,85
27,5	6,12	4,08	0,80	11,0	16,5
35,7	7,94	4,72	1,20	13,86	21,6
50,1	10,5	6,16	1,31	17,97	32,1
69,5	15,3	10,6	2,40	28,3	41,2
81,6	18,6	11,15	2,41	32,2	49,4
126	31,8	20,0		(53)	(73)
136,5	33,6	21,2	3,2	58,0	78,5
144	34,7	23,0	5,0	62,7	81,3
173	41,7	28,0	5,9	75,6	97,4
205	48,6	38,0		(90)	(116)

pour qu'on ne puisse hésiter sur la forme de la loi empirique à choisir, mais les écarts sont plus importants que ceux que nous avons rencontrés jusqu'à présent, et cela mérite examen. On pourrait évidemment penser que la loi véritable est plus complexe que celle que j'ai adoptée : opinion très plausible et qui peut-être pourra s'imposer lorsque des données plus nombreuses et relatives au même objet auront été rassemblées. Mais, en attendant, j'adopterai de préférence une loi simple et à tout prendre satisfaisante, et chercherai plutôt dans la nature du constituant étudié et dans les techniques employées les raisons de ces écarts. En premier lieu, il faut tenir pour très vraisemblable que, suivant l'état physiologique individuel des divers animaux étudiés, la teneur en substances grasses

puisse varier dans des limites peut-être importantes ; pareil phénomène a été observé chez tant d'animaux qu'une extension au cas qui nous occupe apparaît très raisonnable. Nous aurons l'occasion d'examiner plus loin quelques conséquences de cette variabilité individuelle, mais il est clair, dès maintenant, qu'elle peut avoir pour effet d'écarter notablement

GRAPHIQUE 36



Lipides totaux de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

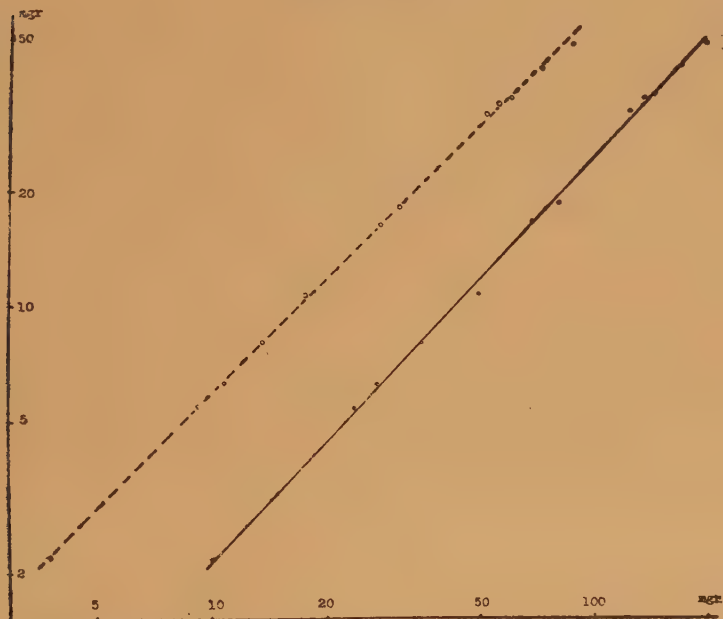
de la valeur moyenne vraie, la teneur moyenne en graisses d'un lot d'animaux pris au hasard. Nous verrons aussi, un peu plus bas, que l'hétérogénéité inévitable d'un lot qui comporte des animaux s'écartant plus ou moins du poids moyen, sans importance aucune lorsque le constituant étudié croît sensiblement comme le poids du corps, devient un peu plus notable lorsqu'il croît beaucoup plus ou beaucoup moins vite que lui. Enfin, ici, les chiffres ne représentent pas des moyennes, mais seulement les résultats de dosages isolés.

Nous nous en tiendrons donc à la loi qui vient d'être indiquée et qui a été vérifiée entre 10 et 200 milligrammes.

2. — Substances sèches dégraissées

Les larves, épuisées à l'alcool à 95° bouillant, sont desséchées à poids constant. Pareil traitement, élimine complètement l'eau et les lipides, la majeure partie des substances extractives et une partie des substances

GRAPHIQUE 37



Substances sèches dégraissées de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

minérales. Parmi les corps qui entrent dans ces deux dernières catégories, beaucoup sont cependant fort peu solubles dans l'alcool : on trouve, en effet, collé aux parois du ballon d'extraction, un enduit important, qu'il est très difficile de reprendre par l'alcool bouillant, mais que l'eau dissout très aisément.

Les substances sèches dégraissées comprennent les protéiques, la chitine, du glycogène, et aussi quelques substances minérales et une très petite quantité d'extractifs. Traitées par l'eau acétique bouillante, elles abandonnent ces derniers éléments, mais risquent aussi de perdre quelques protéiques par dissolution et de s'altérer par hydrolyse. Renonçant à cette

purification trop incertaine, je me suis contenté de l'épuisement par l'alcool.

Les résultats sont consignés dans le tableau II et traduits sur le graphique 37. Les points s'écartent peu d'une droite telle que :

$$\begin{array}{lll} K = 0,215 & \alpha = 1,04 & \text{par rapport au poids frais.} \\ K = 0,58 & \alpha = 0,98 & \text{par rapport au poids sec.} \end{array}$$

La précision, d'ailleurs bonne, est un peu moindre que pour les substances sèches totales exprimées en fonction du poids. C'est que, si l'ensemble des constituants dont nous étudions la croissance est débarrassé des graisses, élément variable par excellence, il conserve tout ou partie du glycogène, qui est aussi un élément de réserve, et que, surtout, la très faible solubilité de certains extractifs peut rendre inégale, selon les conditions particulières à chaque analyse, leur élimination par l'alcool (1).

3. — *Extractifs*

Les extractifs, ensemble des substances qui restent dans un extrait hydroalcoolique après la reprise des lipides par le benzène, représentent un mélange complexe de constituants très divers. Bien que chacun des dosages de graisses que j'ai pratiqués m'ait, en même temps, donné un chiffre d'extractifs, les résultats expérimentaux concernant ce groupe de constituants sont d'une précision insuffisante. La raison en a été donnée dans le paragraphe précédent : l'extraction alcoolique est incomplète, l'extraction par l'eau acétique, dont on peut la faire suivre, risque d'être trop énergique. Si l'on se borne à l'extraction alcoolique, comme je l'ai généralement fait, on commet sur les substances sèches dégraissées une erreur relative variable, mais généralement acceptable. Par contre, comme les extractifs représentent seulement 3 ou 4 pour 100 du poids sec total et 15 pour 100 ou environ du poids sec dégraissé, l'erreur commise sur leur évaluation devient excessive.

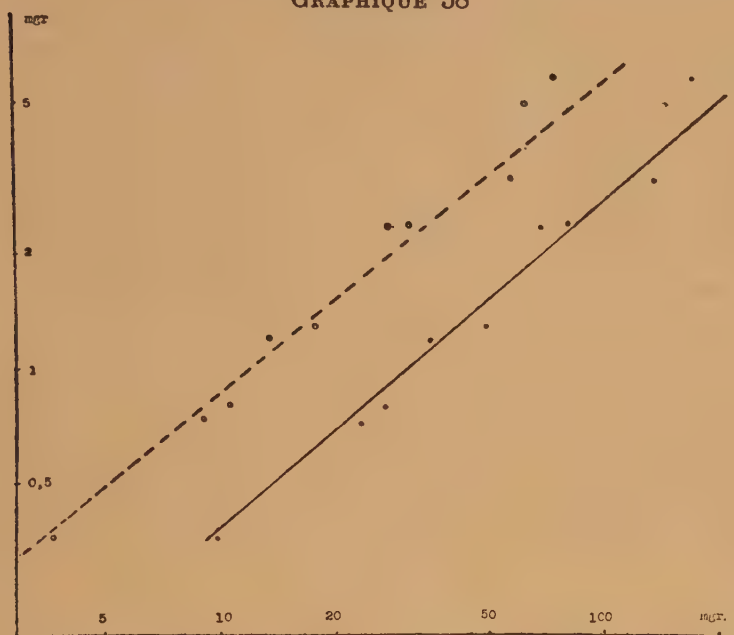
Le tableau II renferme quelques chiffres expérimentaux obtenus par simple extraction alcoolique. Ces chiffres ont été traduits sur le graphique 38, qui suffit pour montrer que la quantité d'extractifs contenue dans un animal croît nettement moins vite que le poids frais de celui-ci.

Pour compléter ces résultats, j'ai usé d'un artifice qui donne, en atten-

(1) Le titre auquel est abaissé l'alcool de conservation des animaux et la durée du séjour dans ce liquide influent certainement beaucoup sur cette élimination, les extractifs étant, nous l'avons déjà dit, beaucoup plus solubles dans l'eau que dans l'alcool. La difficulté d'une élimination complète des extractifs se manifeste en particulier dans la variabilité de la teneur en phosphore des substances dégraissées.

gant mieux, des indications utiles, mais hypothétiques, puisqu'elles supposent la parfaite exactitude d'un certain nombre de résultats établis précédemment. Les droites représentatives ont été calculées d'après les résultats que nous avons acquis dans l'étude du poids sec, du poids sec

GRAPHIQUE 38



Extractifs de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

dégraissé et des graisses totales. Elles ont à peu près comme caractéristiques :

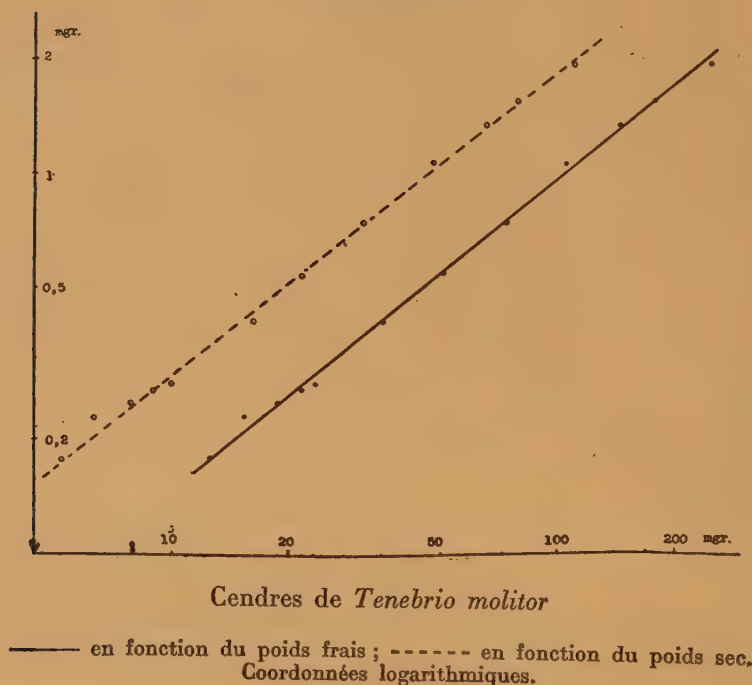
$K = 0,037$	$\alpha = 0,87$	par rapport au poids frais.
$K = 0,085$	$\alpha = 0,82$	par rapport au poids sec.

4. — Cendres.

Les chiffres relatifs à la teneur en cendres qui vont être donnés ci-après ont été obtenus accessoirement au cours de déterminations calorimétriques qui seront exposées un peu plus loin. La combustion à la bombe calorimétrique laisse dans la capsule de quartz, où est placé l'échantillon brûlé, un

résidu formé de cendres vitrifiées. Le tableau III indique, pour des animaux dont la taille varie de 12 à 200 mgr., le poids de ces cendres. Ce poids a été reporté en fonction du poids frais et du poids sec sur le graphique 39.

GRAPHIQUE 39



On voit que les cendres croissent beaucoup moins vite que les poids frais ou sec, et que les points figuratifs se placent aux environs d'une droite pour laquelle :

$$\begin{array}{lll} K = 0,015 & \alpha = 0,81 & \text{en fonction du poids frais.} \\ K = 0,032 & \alpha = 0,76 & \text{en fonction du poids sec.} \end{array}$$

Les écarts sont ici assez importants : la chose n'est pas très étonnante puisque, pendant la combustion, une fraction indéterminée des substances minérales peut être volatilisée ou projetée en dehors de la capsule. Néanmoins, du point de vue qualitatif, les faits sont tout à fait nets : la teneur en ce que nous pouvons appeler « cendres fixes » décroît régulièrement et assez rapidement au cours de la croissance ; sa diminution à chaque doublement de poids frais est de l'ordre de 12 pour 100.

TABLEAU III

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Cendres (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Cendres (en mgr.)
12,5	5,12	0,18	50,1	21,3	0,55
15,3	6,27	0,23	72,2	30,9	0,75
18,8	7,8	0,25	102,5	46,6	1,06
21,7	9,0	0,27	139,6	63,6	1,35
23,2	9,9	0,28	169	76,8	1,57
35,0	14,7	0,41	238,5	106,5	1,95

c) CONSTITUANTS AZOTÉS

1. — Azote total

Mes déterminations d'azote total ne sont pas très nombreuses. Leurs résultats sont rapportés dans le tableau IV où, pour chaque échantillon analysé, sont consignés également le poids frais et le poids sec. Le graphique 40

TABLEAU IV

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	N total (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	N total (en mgr.)
2,94	1,07	0,113	50,9	21,4	1,75
5,32	2,00	0,206	63,1	27,1	2,18
8,01	3,05	0,303	82	35,0	2,88
14,5	5,79	0,560	115,4	52,5	4,04
21,7	8,55	0,750	136	64,1	4,67
26,3	10,7	0,995	150	67,5	5,25
29,1	12,1	1,05	172,2	79,1	6,02
40,6	16,8	1,46	192	88,5	6,45

rassemble deux courbes, l'une construite en fonction du poids sec, l'autre en fonction du poids frais.

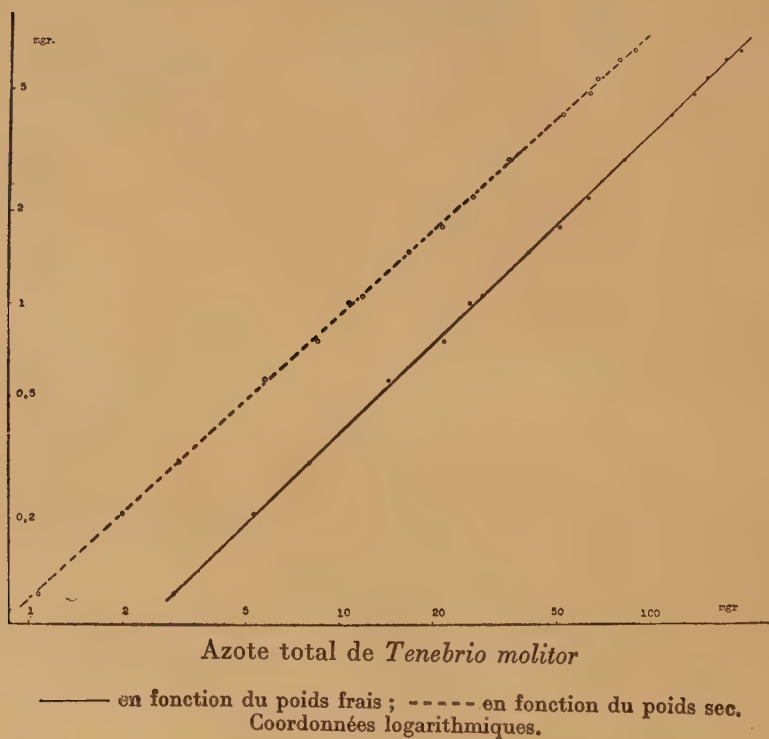
L'intervalle étudié s'étend de 2 à 200 milligrammes. On voit que, durant toute cette période, la courbe de croissance de ce constituant peut être,

de façon très convenable, représentée par une fonction puissance dont les caractéristiques sont :

$$\begin{array}{lll} K = 0,038 & \alpha = 0,965 & \text{en fonction du poids frais.} \\ K = 0,089 & \alpha = 0,910 & \text{en fonction du poids sec.} \end{array}$$

L'azote total croît donc moins vite que le poids frais, moins vite encore que le poids sec. Lorsque le poids frais double, la quantité d'azote est

GRAPHIQUE 40



multipliée par 1,95, elle augmente donc seulement de 95 pour 100 ; la teneur en azote total est multipliée par 0,975 et diminue donc de 2,5 pour 100. Lorsque le poids sec double, la quantité d'azote est multipliée par 1,88 et augmente de 88 pour 100 ; la teneur en azote total est multipliée par 0,94 et diminue ainsi de 6 pour 100.

Par conséquent, au cours de la croissance, les substances sèches prises globalement sont de moins en moins riches en azote ; comme d'autre part, nous avons vu que la teneur en eau diminue en même temps, il paraît infiniment probable que ces diminutions sont compensées par un accroisse-

ment des substances hydrocarbonées : on pense immédiatement aux graisses et, en effet, comme nous l'avons vu, les dosages directs montrent au cours de toute la croissance une rapide augmentation de la teneur en lipides.

2. — Azote protéique

On se borne souvent, pour évaluer la teneur en protéiques d'un animal, à multiplier par 6,25 sa teneur en azote total. Il y a là une approximation assez grossière qui revient à considérer comme quantitativement négligeable l'azote non protéique. Nous allons voir que dans le cas qui nous

TABLEAU V

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	N des substances dégraissées (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	N des substances dégraissées (en mgr.)
10,0	3,76	0,29	69,5	28,3	2,07
23,9	9,06	0,73	81,6	32,2	2,50
27,5	11,0	0,80	136,5	58,0	4,41
35,7	13,9	1,06	144,0	62,7	4,27
50,1	18,0	1,44	173	75,6	5,44

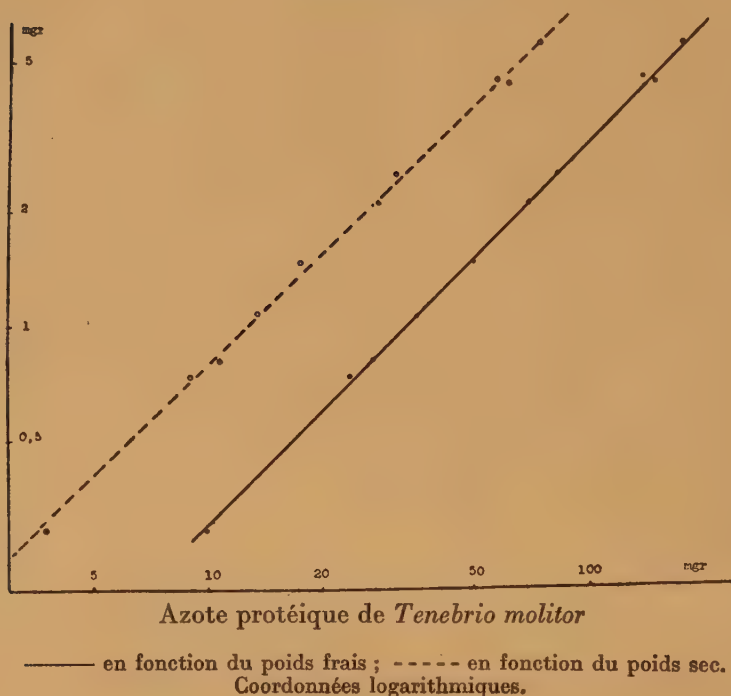
occupe, cette approximation serait insuffisante et que la croissance de l'azote total et celle de l'azote protéique obéissent à des lois assez différentes.

Il est d'ailleurs malaisé de doser exactement cet azote protéique : l'épuisement par l'alcool ou par l'eau acide, qui débarrasse les tissus des extractifs azotés de toutes natures, risque, si les opérations ne sont pas suffisamment prolongées, d'être incomplet et, si elles le sont trop, peut dissoudre ou hydrolyser des protéiques. Par ailleurs, il reste toujours la chitine dont l'azote sera dosé en même temps que celui des protéiques.

J'ai consigné dans le tableau V les résultats des dosages de l'azote qui reste dans les larves après une extraction à l'alcool à 95° bouillant dans l'appareil de Kumagawa, l'opération étant prolongée 12 à 18 heures. Les chiffres obtenus par ce procédé sont peut-être un peu forts, mais ceux qu'on obtiendrait en faisant suivre l'extraction alcoolique d'une extraction acétique seraient certainement trop faibles, l'eau acétique à 1 pour 100 entraînant des protéiques, comme on peut s'en assurer par une précipitation à l'acide trichloracétique.

Le graphique 41, qui s'étend de 10 à 200 milligrammes, porte les résultats de ces dosages. Ici encore les points se placent assez bien sur des arcs

GRAPHIQUE 41



de courbes puissance. La précision, malgré les difficultés techniques dont il vient d'être question, reste suffisante.

L'azote protéique croît un peu plus vite que le poids frais et un peu moins vite que le poids sec. Les constantes des courbes sont :

$$\begin{array}{lll} K = 0,0295 & \alpha = 1,03 & \text{par rapport au poids frais,} \\ K = 0,073 & \alpha = 0,97 & \text{par rapport au poids sec.} \end{array}$$

On peut également conclure de ces résultats que l'azote protéique croît comme la puissance 1,06 de l'azote total.

En résumé : la quantité d'azote protéique renfermée dans un animal est multipliée par 2,02 lorsque le poids frais double, par 1,96 lorsque le poids sec double et par 2,04 lorsque la quantité totale d'azote double.

Les courbes dont nous venons d'étudier les caractéristiques sont relatives à l'azote d'une poudre débarrassée d'extractifs. Mais j'ai déjà

dit que cette poudre renfermait de la chitine dont l'azote a été compté comme azote protéique. Pour bien faire, il eût fallu doser directement cet azote de la chitine sur la poudre même dont je faisais l'étude. Mais la quantité de substances dont je pouvais disposer à cette fin était trop minime pour que puissent être tentés un isolement quantitatif et une analyse précise. J'ai dû, faute de mieux, me contenter d'évaluer la quantité de chitine par le procédé indiqué page 72, procédé qui a, dans ce cas, chance d'être relativement exact, les individus constituant un lot étant nombreux (200 en moyenne). Sachant que la chitine des larves de *Tenebrio* renferme, comme me l'ont montré des dosages directs, 6,5 pour 100 d'azote, on peut corriger les chiffres précédemment obtenus. La correction a pour effet d'augmenter l'écart entre la croissance de l'azote protéique, tel que nous le déterminons maintenant, et celle du poids frais ou de l'azote total, et de le diminuer, au contraire, entre l'azote protéique et le poids sec.

3. — Azote non protéique

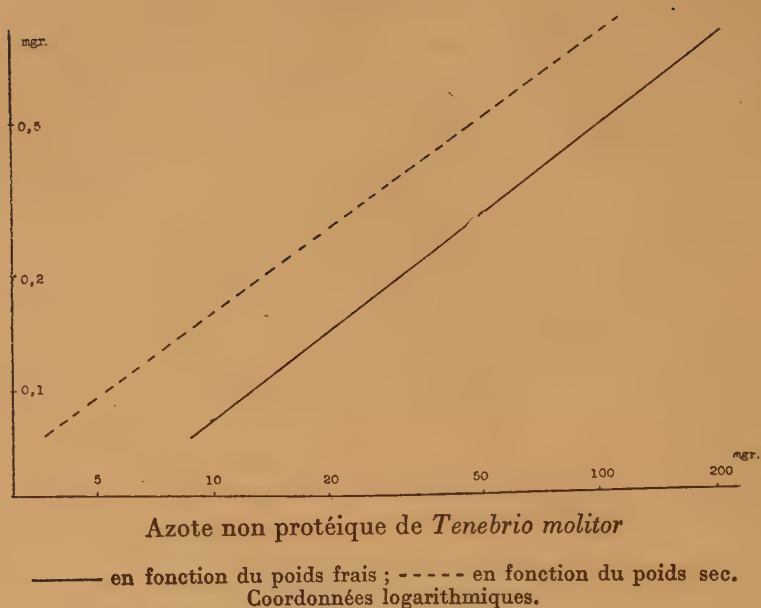
On sait que sous le nom d'azote non protéique sont groupés des constituants qui diffèrent beaucoup les uns des autres, à la fois par leur composition chimique et par leur rôle physiologique. Les uns, tels que les urates, si abondants chez les Insectes, sont des substances de déchet désormais inertes ; d'autres, acides aminés ou substances telles que la créatine ou la carnosine, sont des éléments essentiels du métabolisme intermédiaire et peuvent être engagés avec les protéiques dans des réactions réversibles. Une étude biochimique véritable devrait s'attacher à distinguer ces éléments à signification si différente pour les doser séparément (1). J'ai dû, avec regret, renoncer, faute de temps, à cette étude, et n'ai même qu'exceptionnellement dosé directement l'azote non protéique global. Je l'évaluerai ici par différence, à l'aide des courbes dont les caractéristiques ont été données plus haut, en soustrayant de l'azote total la somme de l'azote de la chitine et de l'azote protéique. Ce procédé, bien que très imparfait, fournit, en attendant une étude plus précise qui reste désirable, des indications intéressantes.

Les droites du graphique 42 traduisent les résultats de ces calculs. Leurs caractéristiques sont :

$$\begin{array}{lll} K = 0,0085 & \alpha = 0,77 & \text{par rapport au poids frais.} \\ K = 0,016 & \alpha = 0,73 & \text{par rapport au poids sec.} \end{array}$$

(1) Cette étude a été faite pour l'embryon de Poulet et ébauchée chez les Insectes en métamorphose

GRAPHIQUE 42



d) CONSTITUANTS PHOSPHORÉS

1. — Phosphore total

La croissance du phosphore total des larves de *Tenebrio* montre un phénomène qui ne s'observe chez aucun des constituants biochimiques de cette espèce dont nous avons fait l'étude. Vers la fin de la vie larvaire, la courbe de croissance, jusqu'alors très régulière, présente un remarquable accident après lequel elle reprend, pour peu de temps d'ailleurs, une allure normale.

Le graphique 43 où se trouvent deux courbes, l'une construite en fonction du poids frais, l'autre en fonction du poids sec, montre clairement le phénomène. Les chiffres qui ont servi à l'établir sont consignés dans le tableau VI. De très nombreux dosages ont été pratiqués et les chiffres que j'indique ici représentent le plus souvent la teneur moyenne en phosphore total d'une trentaine d'individus, répartis en trois ou quatre lots analysés séparément. Les points figuratifs, déterminés de cette façon, se placent de façon très convenable sur la courbe d'interpolation, mais il est bon de signaler que si l'on fait porter les dosages sur un petit nombre d'individus, des écarts beaucoup plus considérables peuvent se manifester.

Alors que, pour l'azote total par exemple, il suffit pour obtenir une courbe convenable d'analyser des lots de trois ou quatre individus, les dosages de phosphore portant sur un trop petit nombre de larves, sont d'une assez médiocre précision et témoignent d'une assez grande variabilité individuelle dans la teneur en phosphore total.

La courbe obtenue, à partir d'un nombre d'individus suffisant, se

TABLEAU VI

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	P total (10 ⁻² mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	P total (10 ⁻² mgr.)
2,01	0,73	0,83	45,0	18,9	20,2
4,42	1,59	1,80	64,3	26,1	27,7
6,75	2,56	2,68	76,5	33,3	33,8
9,45	3,58	4,12	91,3	39,3	37,6
13,8	5,39	5,69	107,5	47,0	39,9
20,2	7,85	8,27	123,5	55,0	39,6
26,3	10,5	11,8	130,5	58,5	41,5
32,2	12,9	13,8	172	76	53,4
37,4	15,2	16,6	210	89	66,8

décompose en trois fragments d'importance très inégale. Une première partie, de beaucoup la plus importante, est tout à fait semblable aux courbes que nous avons rencontrées très fréquemment et, en coordonnées logarithmiques, se représente de façon très correcte, entre 2 et 90 milligrammes, par une droite :

$$K = 0,0043 \quad \alpha = 1,03 \quad \text{par rapport au poids frais.}$$

$$K = 0,0108 \quad \alpha = 0,975 \quad \text{par rapport au poids sec.}$$

Dans la troisième partie de la courbe, peu étendue d'ailleurs, qui ne va que de 120 à 200 milligrammes, il semble bien que la loi soit semblable et ait pour caractéristiques :

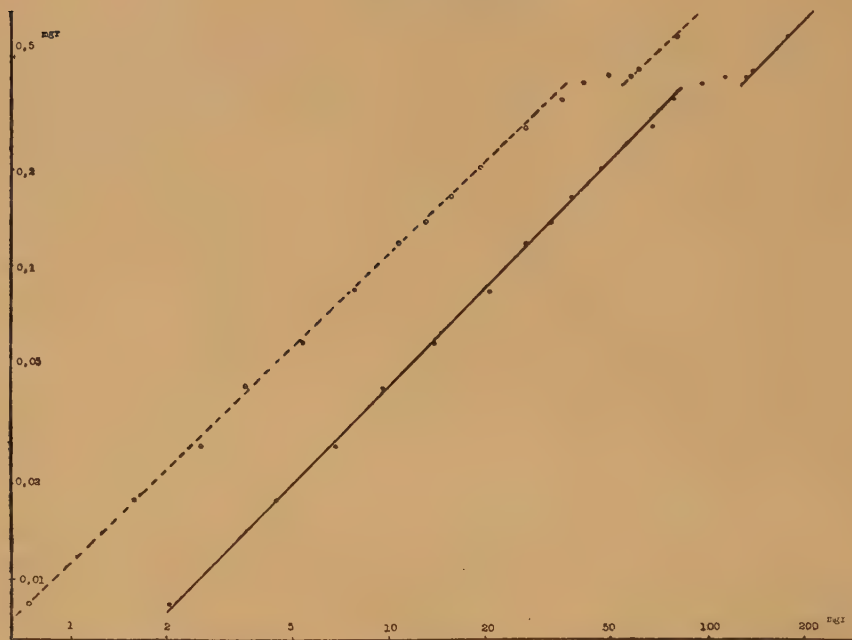
$$K = 0,0029 \quad \alpha = 1,08 \quad \text{par rapport au poids frais.}$$

$$K = 0,0072 \quad \alpha = 1,02 \quad \text{par rapport au poids sec.}$$

Entre 90 et 120 milligrammes, nous n'avons malheureusement que 4 points, mais ceux-ci se placent presque au même niveau que les points extrêmes des droites que nous venons de construire. Nous pouvons donc admettre que dans cet intervalle où le poids augmente de 30 pour 100, la quantité de phosphore contenue dans une larve ne change pas.

La croissance du phosphore total obéit, on le voit, à une loi très particulière. Malheureusement, la région où se manifestent ces singularités est de trop faible étendue pour qu'une étude très précise en soit faisable. Si nous n'avions pas d'autres faits de cet ordre, leur interprétation serait hasardeuse. Mais il se trouve que chez *Galleria mellonella*, un phénomène

GRAPHIQUE 43

Phosphore total de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

tout semblable, mais beaucoup plus ample et beaucoup plus facile à mettre en évidence, caractérise la croissance de plusieurs constituants importants. C'est à propos des *Galleria* qu'il conviendra d'interpréter les faits que nous venons d'exposer ici et sur lesquels, pour l'instant, nous n'insisterons pas davantage.

2. — Phosphore lipidique

Les résultats de mes dosages de phosphore lipidique sont consignés dans le tableau VII et portés sur le graphique 44. Ils sont exprimés, comme

d'ordinaire, en fonction du poids frais et du poids sec. Nous examinerons dans un instant la valeur de ces chiffres ; mais, en attendant, constatons que les points figuratifs encadrent suffisamment des droites telles que :

$$\begin{array}{lll}
 K = 0,00087 & \alpha = 0,83 & \text{en fonction du poids frais.} \\
 K = 0,0019 & \alpha = 0,80 & \text{en fonction du poids sec.} \\
 & \alpha = 0,79 & \text{en fonction du phosphore total.} \\
 & \alpha = 0,73 & \text{en fonction des graisses totales.}
 \end{array}$$

On voit que le phosphore lipidique croît très lentement. Sa teneur, constamment décroissante, diminue approximativement (1) de 11 pour 100

TABLEAU VII

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	P lipidique (10 ⁻² mgr.)	P nucléique (10 ⁻² mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	P lipidique (10 ⁻² mgr.)	P nucléique (10 ⁻² mgr.)
10	3,76	0,89	0,56	81,6	32,2	5,60	2,85
23,9	9,06	1,61	1,21	126	(53)	7,31	3,98
27,5	11,0	2,11	1,36	136,5	58,0	7,75	4,50
50,1	18,0	3,46	2,19	205	90,0	10,8	5,48

lorsque le poids frais double, de 13 pour 100 lorsque le poids sec double, de 13,5 pour 100 lorsque le phosphore total double, de 17 pour 100 lorsque les graisses totales doublent.

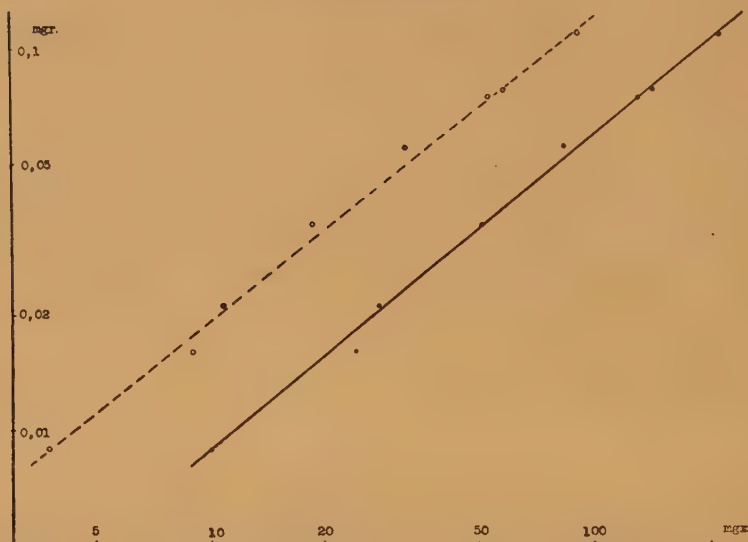
L'examen du graphique 44 montre, malheureusement, des écarts assez notables entre points expérimentaux et courbes d'interpolation. On ne peut en rendre responsables ni la technique de minéralisation, ni le dosage pondéral qui suit cette dernière : deux volumes égaux d'une même solution benzénique de lipides donnent des chiffres de phosphore ne différant que très rarement de plus de 3 pour 100. Par contre, il n'apparaît pas impossible que, dans les opérations qui précèdent la minéralisation, épuisement par l'alcool et reprise de l'extrait alcoolique desséché par le benzène anhydre, puissent se glisser des causes d'erreur. Il se peut que, dans certains cas, les lipides phosphorés se dissolvent incomplètement, ou bien plutôt que des impuretés phosphorées non lipidiques viennent souiller parfois l'extrait benzénique. Comme le seul dosage en double qui puisse être pratiqué, et que je n'ai jamais négligé, porte sur un extrait benzénique

(1) Il ne peut s'agir là, comme je l'ai dit, que de l'évaluation d'un ordre de grandeur, et ces chiffres ne sont connus qu'à une très médiocre approximation.

obtenu par une opération qui ne peut être qu'unique, de telles erreurs, si elles se produisent, ne sont pas corrigées (1).

Au total, malgré les restrictions qui viennent d'être présentées, la loi qui a été indiquée au début de ce paragraphe apparaît comme pratiquement satisfaisante. En tout cas, je crois avoir établi, avec une certitude suffisante,

GRAPHIQUE 44



Phosphore lipidique de *Tenebrio molitor*

—— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

l'allure très particulière de la croissance de ce constituant cytoplasmique important. Nous examinerons, à la fin de ce chapitre, quelques conséquences possibles de ce fait.

3. — Phosphore nucléaire

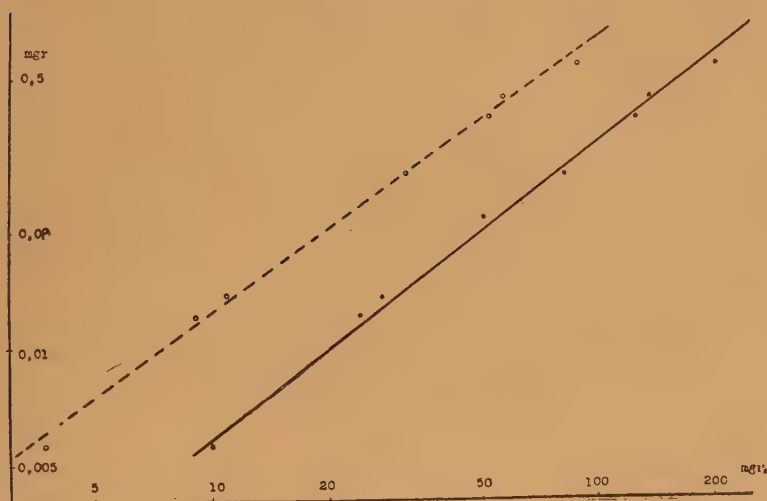
J'ai dosé le phosphore nucléaire par la technique de PLIMMER et SCOTT. Les résultats qu'elle m'a donnés, bien que parfaitement utilisables, laissent encore à désirer. Je l'ai cependant employée de préférence aux autres tech-

(1) A moins d'analyser un mélange des extraits benzéniques provenant de deux lots différents, ce que j'ai fait dans certains cas.

niques de dosage : la technique de JAVILLIER et ALLAIRE, appliquée à mon matériel, m'a donné des résultats encore plus irréguliers, et d'autre part, la quantité d'urates qui se rencontre chez les Insectes suffirait, à défaut d'autres raisons, à empêcher le dosage des nucléoprotéides par l'azote purique.

On sait que le dosage, selon PLIMMER et SCOTT est une technique par

GRAPHIQUE 45



Phosphore nucléaire de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

reste : toutes les combinaisons phosphorées autres que les nucléoprotéides doivent être éliminées ; aussi pratique-t-on successivement une extraction alcoolique à l'appareil de Kumagawa et plusieurs extractions acides. Si ces extractions sont insuffisantes, et si les impuretés phosphorées qui subsistent sont solubles dans la soude, par laquelle est traitée la substance dans le dernier temps de l'opération, le résultat final est trop fort. Dans le cas qui nous occupe, le phosphore restant dans la poudre dégraissée représente au moins trois fois la masse du phosphore nucléaire. Il est pour sa plus grande part assez peu soluble dans l'eau acide. C'est ce qui explique, ce me semble, que deux prises d'une même poudre homogène, traitées parallèlement, puissent donner finalement des chiffres de phosphore nucléaire différant entre eux de 6 à 8 pour 100.

J'ai dû me contenter, tout en en sentant l'insuffisance, de l'approximation que me donnait cette technique.

Malgré leur imperfection, les chiffres que j'ai obtenus autorisent des conclusions très nettes. Exprimés en fonction du poids frais, du poids sec, et aussi de l'azote total et de l'azote protéique, les résultats de mes dosages permettent de construire ici encore des droites qui traduisent de façon suffisante les résultats de l'expérience (tableau VII, graphique 45). Leurs caractéristiques sont :

$$\begin{aligned} K &= 0,00056 & \alpha &= 0,82 & \text{en fonction du poids frais.} \\ K &= 0,0013 & \alpha &= 0,78 & \text{en fonction du poids sec.} \\ & & \alpha &= 0,85 & \text{en fonction de l'azote total.} \\ & & \alpha &= 0,80 & \text{en fonction de l'azote protéique.} \end{aligned}$$

Le phosphore nucléique croît donc lentement. Sa teneur décroît constamment, diminuant à peu près (1) de 12 pour 100 lorsque le poids frais double, de 14 pour 100 lorsque le poids sec double, de 10 pour 100 lorsque l'azote total double, de 13 pour 100 lorsque l'azote protéique double. Les nucléoprotéides, que représente l'azote nucléique, croissent donc beaucoup moins vite que l'ensemble des protéiques représentés par l'azote protéique ; mais, par contre, ils croissent presque parallèlement aux lipides phosphorés. Il y a là un fait qui mérite examen et sur lequel nous reviendrons ultérieurement.

e) CARBONE TOTAL

Élément commun à tous les constituants organiques, le carbone renfermé dans une larve représente, au même titre que le poids sec, une

TABLEAU VIII

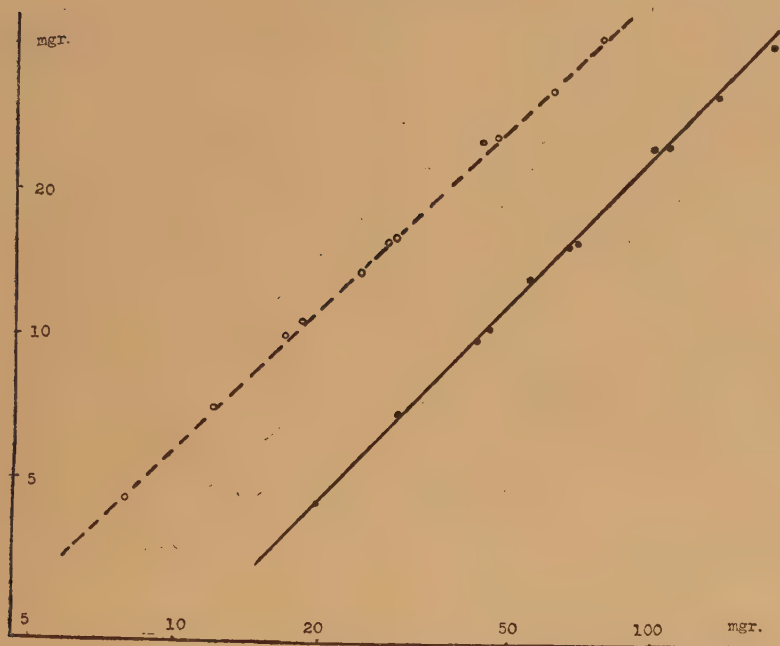
Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Carbone (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Carbone (en mgr.)
20,2	8,25	4,75	69,6	20,5	17,5
30,3	12,35	7,40	99,1	42,6	27,5
42,8	17,7	10,65	107,1	46,7	28,1
45,6	18,7	11,3	134	61,0	36,1
67,1	28,2	17,1	175	76,8	46,2

(1) Cf. p. 161.

caractéristique globale dont il est intéressant de suivre les variations au cours de la croissance.

Le carbone total a été déterminé par une technique personnelle que j'ai exposée plus haut, sur des larves de *Tenebrio* dont les poids s'échelonnaient entre 20 et 190 milligrammes. Les résultats, consignés dans le tableau VIII,

GRAPHIQUE 46



Carbone total de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

ont été portés sur le graphique 46, où ils sont exprimés en fonction du poids frais et en fonction du poids sec. Les points figuratifs s'alignent assez bien sur des droites pour lesquelles :

$$\begin{array}{lll} K = 0,225 & \alpha = 1,07 & \text{en fonction du poids frais,} \\ K = 0,595 & \alpha = 1,01 & \text{en fonction du poids sec,} \end{array}$$

On voit que le carbone total croît un peu plus vite que le poids frais et même que le poids sec. Cet enrichissement graduel et d'ailleurs très lent des tissus en carbone est évidemment lié à l'augmentation progressive de la teneur en graisses que nous avons constatée.

f) DONNÉES COMPLÉMENTAIRES

Au cours des recherches qui viennent d'être exposées, j'ai examiné certaines questions qui sortent du cadre de ce travail. Je crois cependant utile de donner ici quelques résultats qu'il peut être intéressant de rapprocher des précédents.

Les larves qui ont servi aux différents dosages dont nous avons donné les résultats ont été groupées d'après leur poids, sans que nous ayons porté attention à la plus ou moins grande proximité de la mue. En procédant ainsi, nous avons déterminé des lois moyennes, comparables à la loi de croissance pondérale moyenne qui a été étudiée dans le premier chapitre. Nous avons vu à ce moment que la croissance individuelle suivait une loi beaucoup plus complexe, variable d'un individu à l'autre, et qui oscille autour de la loi moyenne sans jamais se confondre avec elle. Il pourrait en être de même pour la croissance des divers constituants biochimiques, et les courbes que nous avons déterminées pourraient servir de guide à une croissance plus complexe sans caractériser à aucun moment la croissance individuelle des diverses larves. L'étude de cette dernière est impossible et ce serait déjà un travail de si longue haleine de suivre les variations de composition chimique dans l'intervalle de deux mues, que je n'ai pu songer à l'entreprendre. Je me suis contenté d'étudier assez sommairement la composition des larves venant de muer, encore blanches et molles. Ni dans la teneur en eau, ni dans la teneur en azote, je n'ai remarqué de différences bien significatives entre des larves venant de muer et des larves de même poids prises au hasard. Par contre, la teneur en graisses est en moyenne, dans le premier cas, de 10 à 15 pour 100 supérieure à celle que l'on rencontre d'ordinaire.

Si la préparation à la mue s'accompagne d'une augmentation de la teneur en graisses, la préparation à la métamorphose s'annonce, au contraire, par une diminution de celle-ci. Lors de la mue nymphale, 15 pour 100 des graisses ont déjà disparu ; 25 pour 100 disparaissent encore avant que l'imago ait pris sa pigmentation définitive.

Enfin, l'inanition, à laquelle les larves de *Tenebrio* résistent remarquablement bien, a, comme il est naturel, une influence très marquée sur la composition chimique. Après un jeûne de cinq mois, des larves placées en atmosphère légèrement humide n'ont perdu que 10 ou 15 pour 100 de leur poids initial, mais leur teneur en substances sèches est descendue aux deux tiers de ce qu'elle est normalement, et leur teneur en graisses ne dépasse guère le tiers de celle que l'on rencontre chez des animaux bien nourris.

On voit combien peut être variable, suivant les circonstances physiologiques, la teneur en graisses des larves.

g) RÉSUMÉ DES RÉSULTATS ANALYTIQUES

Dans les pages qui précèdent, j'ai étudié successivement la croissance d'une série de constituants. Dans tous les cas, à la seule exception du phosphore total, la loi de croissance est parfaitement régulière. Dans tous les cas aussi, à une approximation qui ne dépend que de la précision des dosages, elle se représente de façon très convenable par une fonction puissance $y = Kx^\alpha$.

Tous les résultats peuvent être condensés dans le tableau IX où pour chaque constituant se trouve indiquée, en fonction du poids sec et du poids frais, la valeur des deux constantes caractéristiques K et α

TABLEAU IX

Constituants	EN FONCTION DU POIDS FRAIS			EN FONCTION DU POIDS SEC		
	100 k	α	e	100 k	α	e
Graisses totales...	11,5	1,13	+ 9,5	33,5	1,06	+ 4,2
P total II.....	0,29	1,08	5,5	0,72	1,02	1,2
C total.....	22,5	1,07	5,0	59,5	1,01	0,5
Poids sec.....	38,5	1,06	4,2	100	1,00	0
Poids sec dégraissé	21,5	1,04	2,8	58	0,98	— 1,6
P total I.....	0,43	1,03	1,8	1,08	0,975	1,8
N protéique.....	2,95	1,03	1,8	7,3	0,975	1,8
Poids frais.....	100	1,00	0	242	0,945	4,0
Eau.....	61,5	0,975	— 1,5	142	0,92	5,5
N total.....	3,8	0,965	2,5	8,9	0,91	6,2
Extractifs.....	3,7	0,87	9,0	8,5	0,82	12
P lipidique.....	0,087	0,83	11	0,19	0,80	13
P nucléique.....	0,056	0,82	12	0,13	0,78	14
Cendres.....	1,5	0,81	12,5	3,2	0,76	15,5

e : variation de la teneur en chaque constituant à chaque doublement de poids.

qui suffisent à définir complètement la loi. J'y ai ajouté, pour rendre plus concrète la signification de ces constantes, le pourcentage approximatif (1)

(1) Et seulement approximatif, cf p. 146.

dont varie la teneur en chacun des constituants à chaque doublement de poids. Les constituants ont été classés suivant les valeurs décroissantes de α .

V. — Interprétation des faits expérimentaux

Jusqu'à présent, je me suis borné à exposer les faits expérimentaux, sans les commenter autrement que du point de vue technique. Il convient maintenant d'en dégager la signification.

a) CHANGEMENTS DE COMPOSITION CHIMIQUE ET CROISSANCE

J'ai dit, dans l'introduction à ce chapitre, qu'une question me paraissait dominer le problème physiologique de la croissance : existe-t-il des changements biochimiques strictement corrélatifs de la croissance ? Question que l'on peut formuler autrement : un organisme peut-il croître en conservant exactement la même composition chimique ou, au contraire, toute croissance est-elle nécessairement accompagnée de modifications chimiques déterminées ? Ce problème ne pourrait évidemment être résolu que par l'étude comparative d'animaux très divers, choisis parmi les espèces, dont la croissance est presque harmonique, et une étude monographique, telle que celle que je viens d'achever, ne peut fournir à son sujet que des indications assez provisoires, qu'il importe cependant de dégager.

Nous cherchons ici ce qui change pendant que l'animal croît, et par conséquent les constituants qui doivent nous intéresser de façon particulière sont ceux qui présentent les dysharmonies les plus fortes. Occupons-nous d'abord de ceux d'entre eux qui croissent moins vite que le poids : ce sont les cendres, les extractifs, les nucléoprotéides et les phosphatides, qui présentent des dysharmonies très voisines.

Nucléoprotéides et phosphatides, dosés ici par leur phosphore, présentent à divers égards un intérêt particulier. Nous n'avons pas à nous occuper ici, quelque important qu'il puisse être, du rôle physiologique de ces deux constituants. Rappelons seulement que les physiologistes admettent, sans peut-être assez de critiques, que les nucléoprotéides d'un organisme représentent la masse de ses noyaux (1). D'autre part, on sait aussi que les lipides phosphorés semblent appartenir à « l'élément constant » des lipides, c'est-à-dire à ceux des corps qui, constituants

(1) Cf. LE BRETON et SCHAEFFER, JAVILLIER.

permanents des cellules, ne dépendent pas des réserves qu'elles peuvent renfermer, et qui, par conséquent, peuvent être considérés comme des constituants caractéristiques du protoplasme. Conclure de là que la teneur en phosphore lipidique mesure la teneur en protoplasme d'un tissu ou d'un organisme serait assurément assez imprudent, mais cette interprétation, qui n'a jamais, semble-t-il, été proposée de façon nette, a, sans aucun doute, tenté plus d'un chercheur. Elle n'est peut-être, au surplus, guère plus aventureuse que celle, communément admise, qui localise strictement les nucléoprotéides dans le noyau. Quoi qu'il en soit, d'ailleurs, il reste intéressant de comparer la marche de la croissance des deux constituants phosphorés. Nous venons de rappeler que chez le *Tenebrio*, le phosphore nucléaire et le phosphore lipidique croissent de façon sensiblement parallèle, beaucoup moins vite que le poids frais, le poids sec, l'azote total ou l'azote protéique.

Ce résultat si simple mérite assurément quelques commentaires, et doit tout d'abord servir à l'étude du rapport nucléoplasmatique. Morphologique à l'origine, la notion de rapport nucléoplasmatique a été transposée dans le domaine biochimique par MASING, LE BRETON et SCHAEFFER, TERROINE et SZUCS. On trouvera dans le mémoire de LE BRETON et SCHAEFFER une étude fort étendue de la question, qu'il me paraît inutile de résumer. La valeur et la signification de ce rapport, dont nous nous proposons de suivre les variations au cours de la croissance, dépendent du sens que nous donnons aux deux termes qui le constituent. Au numérateur, nous pouvons, sans trop d'hésitations, représenter la masse nucléaire par les nucléoprotéides, qui, dans notre cas particulier, sont mesurés par leur phosphore. Au dénominateur, il s'agit de placer un chiffre qui représente le protoplasme, et, par conséquent, d'adopter une conception précise de ce dernier. Celle-ci, d'ailleurs, quelle qu'elle puisse être, comportera toujours une assez large part d'arbitraire.

Deux modes d'évaluation nous retiendront ici. Nous pouvons simplement suivant un usage très répandu, compter comme protoplasme l'ensemble des protéides évalués par leur azote. Mais il est peut-être préférable de substituer à cette définition rudimentaire une représentation plus complète.

Le protoplasme contient autre chose que des protéides ; il renferme aussi des lipides, des matières minérales et probablement diverses substances extractives azotées. Il est aussi possible que tous les protéides d'un organisme ne soient pas équivalents. Certains d'entre eux, immobilisés en inclusions diverses, pourraient, au même titre que les graisses, constituer des réserves et ne seraient pas du vrai protoplasme, mais un paraplasme inactif. Si cette conception est exacte, l'azote protéique peut se trouver sans rapport défini avec la quantité de protoplasme, dont l'évaluation exacte devient alors très embarrassante.

Il ne m'appartient en aucune façon de proposer une solution à ce difficile problème, et je n'ai même aucune préférence qui puisse me faire prendre parti sur cette question qui divise les physiologistes (1). Je dois cependant signaler que, chez les Insectes, les inclusions protéiques à caractère de réserve sont très répandues et que, chez le *Tenebrio* même, elles sont très abondantes (KOLLMANN).

Si, fidèle à la tradition classique, on évalue le protoplasme par l'azote total, on peut calculer un premier type de rapport nucléoplasmatique qui décroît régulièrement au cours de la vie larvaire et est inversement proportionnel à la puissance 0,15 du poids.

Si l'on est, au contraire, désireux d'une définition plus stricte du protoplasme, on doit le représenter par un élément indépendant des réserves protéiques qu'il peut renfermer. Il est permis d'essayer, dans ce but, de l'évaluer en phosphore lipidique. Le rapport nucléoplasmatique ainsi défini reste constant au cours de la croissance. Rapprochons immédiatement de ce résultat le fait que les cendres et les extractifs, qui sont peut-être eux aussi, au moins pour une large part, des constituants permanents des cellules, croissent à peu près parallèlement au phosphore nucléaire et au phosphore lipidique.

Malgré le grand intérêt de la question, je n'en pousserai pas plus loin l'étude. Nous touchons là à des problèmes physiologiques importants qui ne peuvent être résolus que par des recherches spéciales, étrangères au plan de ce travail. Les résultats acquis autorisent cependant à formuler une proposition qui, si elle n'est pas encore une conclusion ferme, est déjà beaucoup plus qu'une hypothèse de travail.

Les changements de composition chimique qui s'observent au cours de la vie larvaire du *Tenebrio molitor* sont dus essentiellement à l'accumulation progressive, dans le corps gras, des réserves hydrocarbonées ou protéiques qui, aux approches de la métamorphose, représentent une fraction très importante du poids sec. Les constituants cellulaires indépendants de ces réserves conservent, au contraire, des rapports constants et restent en équilibre les uns par rapport aux autres. Il ne semble donc pas que le protoplasme présente, au cours de la croissance, de changements notables dans sa composition chimique. Il est, d'autre part, évident que les changements dans la composition ou la grandeur des réserves dépendent trop de l'espèce étudiée, pour qu'on puisse espérer trouver dans leur étude des règles générales. Aussi aucun des phénomènes étudiés ne peut-il être

(1) Il s'agit ici d'une notion distincte de la notion de la « masse active » à laquelle j'ai dû, dans un travail antérieur, faire quelques objections qui, dans le cas présent, n'ont pas de raison d'être.

considéré comme strictement lié à la croissance. Il paraît donc assez vraisemblable que la question posée au début de ce chapitre recevra quelque jour une réponse négative, et qu'une croissance à composition constante est possible.

Un tel type de croissance doit d'ailleurs être assez rare et, dans le cas qui nous occupe comme dans beaucoup d'autres, un phénomène secondaire vient masquer cette constance. Chez les Insectes Holométaboles, pendant toute la vie larvaire, il s'accumule dans les tissus d'importantes réserves qui seront dépensées pour une grande part au moment de la métamorphose et pour le reste durant la vie imaginaire. Il y a, d'une espèce à l'autre, trop de différence dans la nature et l'abondance des réserves pour qu'une règle commune puisse s'appliquer à toutes les formes, et il ne paraît guère possible que la croissance biochimique des larves obéisse à des lois à la fois générales et précises. Les seuls phénomènes qui aient quelque chance de se rencontrer dans tous les cas, sont un abaissement de la teneur en eau, les inclusions protoplasmiques qui constituent les réserves étant peu hydratées, et un abaissement de la teneur en ceux des constituants cellulaires qui sont les plus caractéristiques du protoplasme, les modalités de ces changements pouvant d'ailleurs être très diverses.

b) LA NOTION DE DYSHARMONIE BIOCHIMIQUE

Les divers constituants dont j'ai fait l'étude semblent obéir dans leur croissance à des lois particulièrement simples. Un seul constituant, le phosphore total, semble régi par un déterminisme plus compliqué. Nous laisserons de côté pour quelque temps ce constituant exceptionnel, et nous n'examinerons ici que les faits qui rentrent dans la règle commune.

Les courbes qui traduisent la marche des synthèses biochimiques croissent régulièrement, sans présenter, malgré leur étendue, d'accident géométrique d'aucune sorte. Cette simplicité mérite d'être soulignée : à elle seule, elle représente un des résultats les plus frappants de notre étude.

Comme je le signalais au début de ce chapitre, les animaux qui ont le plus souvent servi d'objet à l'étude biochimique de la croissance, l'embryon de Poulet par exemple, présentent pendant la période étudiée des changements très considérables dans leur organisation et dans leur structure. Dans ces conditions, en raison même de la complexité des phénomènes morphologiques concomitants, il est naturel que les courbes traduisant la marche des phénomènes chimiques se montrent également complexes. Mais alors on ne peut guère espérer distinguer avec certitude, dans ces courbes irrégulières, les changements inhérents à la croissance elle-même,

s'il en existe, des accidents locaux corrélatifs de tel ou tel phénomène morphologique particulier.

Dans le cas qui nous occupe, au contraire, une croissance considérable n'est accompagnée d'aucun remaniement anatomique. Les proportions relatives de quelques organes changent, il est vrai, mais ces dysharmonies sont, dans l'ensemble, assez faibles. Elles obéissent, en outre, elles-mêmes à des lois parfaitement régulières. Au total, les modifications de l'organisme étudié sont lentes, très graduelles, et d'une amplitude relativement médiocre. La simplicité des courbes biochimiques que nous avons obtenues est, dans ces conditions, assez naturelle.

Je viens d'écrire, à propos de faits anatomiques, le mot de dysharmonie. Comme nous l'avons annoncé dès le début de ce chapitre, et comme cela ressort immédiatement de chacun de ses paragraphes, la notion de croissance biochimique dysharmonique nous est imposée par les faits. Toutes les lois que nous avons énoncées sont de la forme $y = Kx^\alpha$, qui est celle-là même que nous avons employée constamment dans le chapitre consacré aux dysharmonies morphologiques. Le paramètre α , ici toujours assez voisin de 1, est plus grand lorsque le constituant considéré croît plus vite que l'ensemble du corps (dysharmonie positive), plus petit lorsqu'il croît moins vite (dysharmonie négative). Plus précisément on peut mesurer, en grandeur et en signe la valeur de la dysharmonie par l'expression $\varepsilon = \log \alpha$.

Les divers constituants dont nous avons fait l'étude présentent des dysharmonies plus ou moins accentuées. Classés de ce point de vue, ils se répartissent en trois groupes tout à fait naturels.

1^o *Constituants à faible dysharmonie* : Pour toute une série de constituants, ε est inférieure en valeur absolue à 0,05. On trouve là, comme il fallait s'y attendre, les éléments qui constituent ou qui représentent la masse principale du corps : eau, poids sec dégraissé, protéiques (représentés par leur azote), ensemble des constituants azotés ou phosphorés (1) ;

2^o *Constituants à forte dysharmonie positive*, représentés par les lipides totaux ;

3^o *Constituants à forte dysharmonie négative* : Phosphore lipidique, phosphore nucléique, cendres, extractifs.

Nous examinerons plus loin comment peuvent être interprétées à divers points de vue ces dysharmonies inégales. Mais, auparavant, je voudrais, en rapprochant mes constatations de celles d'autres auteurs, montrer que d'autres organismes suivent dans leur croissance des lois analogues. Malheureusement, comme je le disais au début de ce chapitre, les termes de compa-

(1) A l'exception, pour ce dernier constituant, de la région qui s'étend entre 90 et 120 mgr.

raison utilisables sont rares ; il n'est guère qu'un cas, celui de l'embryon de Poulet, où nous possédions des données suffisamment nombreuses. MURRAY, puis CAHN et BONOT ont montré qu'en fonction de l'âge de l'embryon, le poids frais, le poids sec et plusieurs constituants biochimiques, croissaient suivant des lois représentées correctement par un ou deux arcs d'exponentielles. Ces constatations reviennent à dire qu'en fonction du poids frais les constituants étudiés suivent des lois de dysharmonie, une même loi s'appliquant, suivant les cas considérés, à la totalité de la vie embryonnaire ou seulement à une partie de celle-ci. J'ai vérifié ces résultats d'après les chiffres des auteurs pour des constituants assez variés. J'avais d'ailleurs, dès 1927, fait une constatation analogue en comparant, d'après les chiffres de LE BRETON et SCHAEFFER, la croissance de l'azote purique à celle de l'azote total.

Ces constatations demanderaient évidemment à être précisées et étendues, mais, quelque incomplètes qu'elles soient, elles suffisent à nous persuader que les résultats de notre étude de la larve de *Tenebrio molitor* pourront quelque jour être étendus à des organismes qui ne lui ressemblent en rien.

c) SIGNIFICATION DES LOIS DE DYSHARMONIE

Nous devons chercher maintenant une interprétation rationnelle de la loi de dysharmonie (I) $y = Kx^a$ et nous essaierons de donner de la courbe puissance, d'un emploi si commode, une justification théorique.

Nous avons déjà rencontré une fois, à la fin du chapitre précédent, ce problème qui s'est trouvé posé en termes à peu près identiques par l'étude des dysharmonies morphologiques. Nous pourrions sans grande difficulté adapter simplement ce que nous avons dit à ce moment à ce nouvel aspect de la question. Mais, pour liés que soient ces deux problèmes, ils n'en sont pas moins distincts. S'il ne faut pas perdre de vue les liens qui les unissent, il me paraît préférable, à divers points de vue, de les traiter séparément. Certains faits ont, en effet, intérêt à être présentés ici un peu autrement qu'au moment où il s'agissait de croissance d'organes et non pas de croissance biochimique. Au reste si, ce faisant, je suis conduit à revenir occasionnellement sur des propositions déjà énoncées, il ne me paraît pas y avoir là un grand inconvénient. Je tiens même pour heureux qu'une occasion me soit offerte à nouveau d'insister sur certaines conceptions qui traduisent fidèlement l'esprit de ces recherches.

L'explication que je proposerai des formules de dysharmonie n'est pas mécaniste. Cependant, en pareille circonstance, on cherche d'ordinaire,

en s'appuyant sur des analogies plus ou moins précises, à comparer le phénomène étudié à d'autres phénomènes chimiques, ou mieux, physico-chimiques. Ce modèle une fois conçu, faisant de la comparaison une explication, on en déduit la loi mathématique cherchée. Cette façon de faire, qui a l'avantage de porter les raisonnements sur un terrain concret, donne souvent des résultats très instructifs à divers points de vue. Je ne la crois cependant pas recommandable dans le cas qui nous occupe. On peut assurément, là comme ailleurs, imaginer un schéma du phénomène étudié, mais je crois ce modèle, dont nous dirons un mot tout à l'heure, trop hypothétique pour qu'un raisonnement qui ne s'appuierait que sur lui puisse être vraiment convaincant. Je préfère raisonner de façon plus abstraite et plus prudente, en me conformant aux conclusions que j'ai tirées d'une longue étude historique et critique des principales formules de la croissance qu'il est inutile de résumer ici (1).

Comparons donc la croissance de deux constituants biochimiques bien définis, présentant l'un par rapport à l'autre une dysharmonie faible, l'eau et l'azote protéique par exemple. A un moment donné, l'organisme contient respectivement les quantités x et y des deux constituants comparés. La croissance se poursuivant, x s'accroît de la quantité dx , y de la quantité dy . Nous cherchons une relation entre ces quatre quantités, x , y , dx , dy . Si l'organisme conservait exactement la même composition, $\frac{dy}{dx}$ serait égal à $\frac{y}{x}$ qui lui-même serait constant. Mais, dans le cas étudié,

lorsque x et y augmentent, $\frac{y}{x}$ varie lui aussi, beaucoup plus lentement d'ail-

leurs que l'une ou l'autre des deux variables, $\frac{dy}{dx}$ est plus grand que $\frac{y}{x}$ si ce rapport augmente, plus petit s'il diminue. Comme ces variables jouent un rôle équivalent et qu'aucune d'elles ne peut être considérée comme principale que par une convention, nous poserons comme équation du phénomène une formule symétrique en x et y , et dont la forme ne préjugera rien de la nature ou des lois de la dysharmonie :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y}{x} \varphi \left(\frac{y}{x} - \frac{y_0}{x_0} \right)$$

$\frac{y_0}{x_0}$ étant la valeur moyenne de $\frac{y}{x}$.

Cette équation est exactement semblable à celle que nous avons ren-

(1) Cf. G. TEISSIER : *Croissance des populations et croissance des organismes*.

contrée à la fin du chapitre précédent. Bien que x et y n'aient pas la même signification dans les deux cas, les raisonnements sont identiques et la conclusion est la même.

La loi de dysharmonie est la première et la plus simple approximation que l'on puisse donner de la croissance d'un constituant dont la teneur ne reste pas constante.

Si l'on veut arriver à la loi précédente par une voie plus concrète, on peut, par exemple, raisonner comme suit. Les constituants de l'organisme provenant tous de l'alimentation, l'accroissement dx du constituant x qui se produit en un temps dt est proportionnel à la quantité da d'aliment utilisé pendant le même temps. Il dépend aussi de la quantité x de ce constituant qui existe déjà dans l'organisme, et peut en première approximation être considéré comme lui étant proportionnel. On peut, par conséquent, écrire :

$$dx = \lambda da \cdot x \varphi_1(x)$$

où φ_1 est une fonction à faible variation qui reste à déterminer. De même

$$dy = \mu da \cdot y \varphi_2(y)$$

d'où :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\mu}{\lambda} \frac{y}{x} \frac{\varphi_2(y)}{\varphi_1(x)}$$

Il se trouve qu'on peut admettre que le rapport de φ_1 à φ_2 est constant et que la formule précédente peut s'écrire simplement :

$$\frac{dy}{dx} = \alpha \frac{y}{x} \quad \alpha \text{ étant une constante.}$$

Cette façon de présenter les faits est plus conforme aux habitudes que celle que j'ai indiquée tout d'abord. Je ne lui vois aucun avantage et préfère m'en tenir à la précédente (1).

On pourrait essayer d'autres types d'équations que celui dont j'ai fait usage, certains d'entre eux pourraient d'ailleurs traduire les faits avec une approximation aussi convenable. Mais, ne tenant aucun compte de ce que la variation absolue des divers constituants importe beaucoup moins que leur variation relative, ils auraient l'inconvénient de ne pas res-

(1) On pourrait aussi retrouver la loi de dysharmonie en s'appuyant sur la loi de partage de BERTHELOT. Mais il s'agit là d'une analogie si grossière qu'elle ne peut être considérée comme sérieuse.

pecter la symétrie entre les variables. Il me paraît, dans ces conditions, légitime de les écarter et de préférer à toute autre formule la loi de dys-harmonie.

Nous verrons cependant plus loin, en étudiant *Galleria mellonella* que, dans certains cas et pour une période limitée de la croissance, cette loi cesse d'être applicable. Il s'agit de périodes où $\frac{dy}{dx}$ présentant des variations discontinues, la fonction ϕ ne reste plus constante.

Remettant à plus tard l'étude de ces phénomènes complexes, achevons l'examen des faits plus simples qui s'observent chez les *Tenebrio*. Le raisonnement que nous avons fait précédemment vaut naturellement pour tous les couples de deux constituants qui varient de façon continue l'un par rapport à l'autre. La démonstration est à peine modifiée si l'une des variables est le poids frais ou le poids sec. Ainsi se trouvent justifiées toutes les formules données dans ce chapitre.

Mais ici apparaît une difficulté dont il faut signaler à la fois l'existence et le peu de gravité. Une objection peut, en effet, être faite à plusieurs de nos formules. Nous avons montré, par exemple, que l'eau d'une part et le poids sec d'autre part, se représentent également bien par deux formules du type habituel. L'eau étant déterminée par différence, la somme du poids sec et de l'eau est exactement égale au poids frais. Or, il est facile de voir que la somme de deux fonctions du type (I) ne peut pas être rigoureusement égale à x . D'où ce résultat qui peut choquer : les deux formules qui permettent de calculer les teneurs en eau ou en substances sèches d'un animal, qui toutes deux sont pratiquement excellentes, sont mathématiquement incompatibles. Il y a là une difficulté toute semblable à celle que l'on rencontre à propos de beaucoup d'autres lois, tenues pour exactes, et qui est en réalité sans importance aucune.

Lorsque nous disons que la croissance d'un constituant suit une loi du type (I), nous entendons par là que tous les couples de valeurs, x, y que permet de déterminer l'expérience s'ajustent de façon convenable à une courbe d'équation (I) dans laquelle K et α ont été calculés d'après l'ensemble des données expérimentales. Quelque précises que puissent être les techniques employées, quelque homogène que soit le matériel sur lequel porteront les dosages, x et y ne pourront être déterminés qu'avec une précision limitée et, par conséquent, nous ne pourrions connaître de α qu'une limite supérieure et une limite inférieure, qui pourront être très rapprochées, mais ne se confondront jamais. En pratique, nous ne pouvons guère espérer déterminer α à une précision de beaucoup supérieure à 1 pour 100. Les variations individuelles et les fluctuations qui écartent inévitablement,

au cours du développement, la composition réelle de la composition moyenne, ne permettent d'ailleurs pas à α d'être absolument constant.

Considérons donc deux constituants y et z , tels que :

$$y = \lambda x^\alpha \quad \text{et} \quad z = \mu x^\beta \quad \text{et leur somme} \quad t = y + z$$

Les équations que nous venons d'écrire signifient, nous le savons :

$$\frac{dy}{dx} = \alpha \frac{y}{x} \quad \frac{dz}{dx} = \beta \frac{z}{x}$$

On calcule aisément d'après ces diverses équations :

$$\frac{dt}{dx} = \frac{\alpha y + \beta z}{y + z} \frac{t}{x} = \gamma \frac{t}{x}$$

γ est une fonction de y et de z dont nous connaissons une valeur. En effet, pour :

$$x = 1 \quad \gamma_1 = \frac{\alpha \lambda + \beta \mu}{\lambda + \mu}$$

Si la croissance est telle que γ ne diffère jamais de γ_1 de plus de 1 ou 2 pour 100, γ pourra être considéré comme constant au même degré d'approximation que α et β et, par conséquent, on pourra écrire :

$$t = \nu x^\lambda \quad \text{avec} \quad \nu = \lambda + \mu$$

Un calcul assez simple, mais qu'il est inutile de détailler ici, montre que si α et β ne diffèrent pas de plus de 0,1, ce qui est, par exemple, le cas de l'eau et des substances sèches, le poids peut s'accroître de plus de 100 fois sa valeur initiale sans que γ sorte des limites imposées. C'est bien ce que vérifie l'expérience. Ainsi se trouve résolue la seule difficulté qui aurait pu s'opposer à la généralisation des lois de dysharmonie.

J'arrêterai ici cette analyse des courbes de croissance biochimique. La croissance du *Tenebrio* est d'une si remarquable simplicité, que tous les constituants suivent des lois analogues, qu'une même équation à deux paramètres suffit à représenter. Pour donner de celle-ci une justification théorique, il suffit de poser correctement le problème de la croissance biochimique et d'en adopter la solution la plus simple. Pour d'autres organismes, les phénomènes peuvent être beaucoup plus complexes, soit que des changements morphologiques importants s'accomplissent pendant la croissance, soit pour toute autre raison. Mais on peut essayer de ramener

ces courbes diverses au schéma qui convient si bien au *Tenebrio*. J'ai tout à l'heure donné quelques indications montrant comment, dans la croissance embryonnaire du poulet, on pouvait décomposer certaines courbes en deux ou trois arcs semblables à ceux que nous employons ici. Nous retrouverons chez les *Galleria* le même problème que nous pourrions résoudre de la même façon.

N'est-il pas bien tentant de faire de la loi de dysharmonie biochimique une loi élémentaire qui, apparente ou masquée, se retrouverait inchangée dans toutes les croissances ? Ce n'est là encore qu'une hypothèse, mais tout ce que nous avons dit me semble la justifier suffisamment pour qu'il soit légitime d'essayer de l'appliquer à d'autres organismes.

CROISSANCE BIOCHIMIQUE DE *GALLERIA MELLONELLA*

Les conclusions que l'on peut tirer de l'étude biochimique de la croissance de *Tenebrio molitor* ne valent, jusqu'à présent, que pour cette espèce. Leur forme permet de supposer qu'elles sont générales, mais il n'y a là qu'une présomption qu'il faudrait confirmer. Ne pouvant songer à répéter sur d'autres formes d'Insectes les recherches de très longue haleine poursuivies sur le *Tenebrio*, j'ai tenté cependant quelques essais fragmentaires sur des espèces appartenant à divers ordres. L'étude de *Galleria mellonella* m'a montré, dès son début, quelques faits remarquables qui m'ont incité à prolonger des recherches que les circonstances ne m'ont cependant pas permis de pousser aussi loin qu'il eût été souhaitable. Elles suffisent cependant à établir un fait que l'étude des *Tenebrio* permettait à peine de soupçonner et qui présente, en lui-même, une réelle importance.

Les techniques de dosages ont été exactement les mêmes que celles qui ont été employées pour les *Tenebrio*, mais les *Galleria* présentent pour une telle étude certains inconvénients. Leur croissance est rapide, et la quantité de nourriture qu'elles absorbent chaque jour relativement considérable. D'autre part, elles produisent une quantité très notable de soie qu'elles utilisent de façon variable suivant les circonstances où elles se trouvent placées. On pouvait craindre dans ces conditions que les résultats des analyses fussent irréguliers et sans grande signification. En réalité, ils sont d'une précision très suffisante si l'on a soin de faire précéder l'analyse d'un jeûne de 24 ou 36 heures, à la température du laboratoire. Dans ces conditions, deux lots d'animaux de même taille donnent toujours sensiblement le même résultat, sauf pendant une période bien définie de leur existence ; mais alors, les différences deviennent d'une importance telle, que des causes

banales d'erreur ne pourraient suffire à les expliquer, et qu'il est certain qu'elles proviennent de différences dans la composition même des tissus des animaux étudiés. Comme je l'avais fait pour les *Tenebrio*, j'ai fait abstraction des mues, qui, bien qu'en nombre à peu près déterminé, se produisent à des tailles assez variables. Cette simplification, malgré ce qu'elle a d'un peu arbitraire, n'apporte aucune perturbation à la régularité de mes courbes.

I. — Résultats expérimentaux

a) EAU ET SUBSTANCES SÈCHES

Les individus les plus petits dont j'ai déterminé la teneur en eau pesaient 0,5 milligramme. La période qui s'étend entre cette taille et la métamorphose, qui se produit chez des animaux pesant entre 60 et 250 milligrammes (le plus souvent de 100 à 150 milligrammes), se divise en trois parties parfaites.

TABLEAU X

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)
1,78	0,46	1,32	62,0	16,6	45,4
3,49	0,85	2,64	70,4	18,7	51,7
6,49	1,55	4,94	77,8	19,5	58,3
12,5	3,07	9,43	77,8	24,8	53,0
14,8	3,6	11,2	87,6	34,9	52,7
26,7	6,4	20,3	97,9	38,7	59,2
31,8	8,3	23,5	100	41,5	58,5
44,5	11,6	32,9	134,5	56,9	77,6
54,1	13,3	40,8	147,5	62,9	84,6
54,9	15,3	39,6	163	69,0	94,0
56,4	17,3	39,1	184	80,1	103,9
56,8	15,4	41,4	212	92,5	119,5

tement distinctes. Traduits sur les graphiques logarithmiques 47 et 48, les chiffres du tableau X relatifs à la première et la troisième partie se placent sur des droites telles que, pour la première :

$$K = 0,26 \quad \alpha = 1,00 \text{ pour le poids sec en fonction du poids frais.}$$

$$K = 0,74 \quad \alpha = 1,00 \text{ pour l'eau en fonction du poids frais}$$

$$K = 2,85 \quad \alpha = 1,00 \text{ pour l'eau en fonction du poids sec.}$$

et pour la troisième :

$K = 0,34$	$\alpha = 1,08$	pour le poids sec en fonction du poids frais
$K = 0,66$	$\alpha = 0,96$	pour l'eau en fonction du poids frais.
$K = 1,75$	$\alpha = 0,91$	pour l'eau en fonction du poids sec.

GRAPHIQUE 47

Substances sèches de *Galleria mellonella*

En fonction du poids frais.
Coordonnées logarithmiques.

Entre 0,2 milligramme et 50 milligrammes, la teneur en eau reste à peu près constante et égale à 74 pour 100, les écarts de part et d'autre de ce chiffre étant minimes et évidemment fortuits. Pour des larves pesant plus de 100 milligrammes, la loi de variation de la teneur en eau est également régulière : égale à 59 pour 100 chez les larves de 100 milligrammes,

cette teneur n'est plus que de 55 pour 100 pour les larves de 250 milligrammes. On voit que la teneur en eau, constante pendant une période qui correspond à une multiplication du poids initial par 250, diminue entre 50 et 100 milligrammes d'environ 34 pour 100 de sa valeur, pour décroître enfin de 5 pour 100 environ, pour un dernier doublement de poids.

La croissance de la Chenille de *Galleria* se divise ainsi tout naturellement en trois périodes. Dans la première, comme dans la troisième, les variations de composition chimique sont régulières et comparables à celles que nous avons rencontrées pour les divers constituants des larves de *Tenebrio*. Au contraire, entre 50 et 100 milligrammes, se manifeste un phénomène dont nous n'avons pas encore eu d'exemple et qu'il convient d'étudier de près.

Les points qui traduisent sur les graphiques 47 et 48 les résultats des expériences représentent la composition moyenne d'un nombre d'individus variable, mais généralement voisin d'une dizaine. Dans ces conditions, pour les lots de larves pesant moins de 50 milligrammes ou plus de 100 milligrammes, les chiffres obtenus sont cohérents et permettent de construire les droites figurées sur les graphiques et dont la position est très suffisamment définie. Au contraire, entre 50 et 100 milligrammes, les déterminations faites sur des lots d'animaux de même importance donnent les résultats les plus discordants. Les points figuratifs qui leur correspondent se dispersent de façon désordonnée entre les deux droites qui traduisent la marche de la croissance au début et à la fin de la vie larvaire. Il existe donc, dans la croissance de la Chenille de *Galleria*, une période pendant laquelle la composition chimique change rapidement, en même temps que se manifestent des variations individuelles d'une telle ampleur que la construction de tout un segment de courbe en devient impossible.

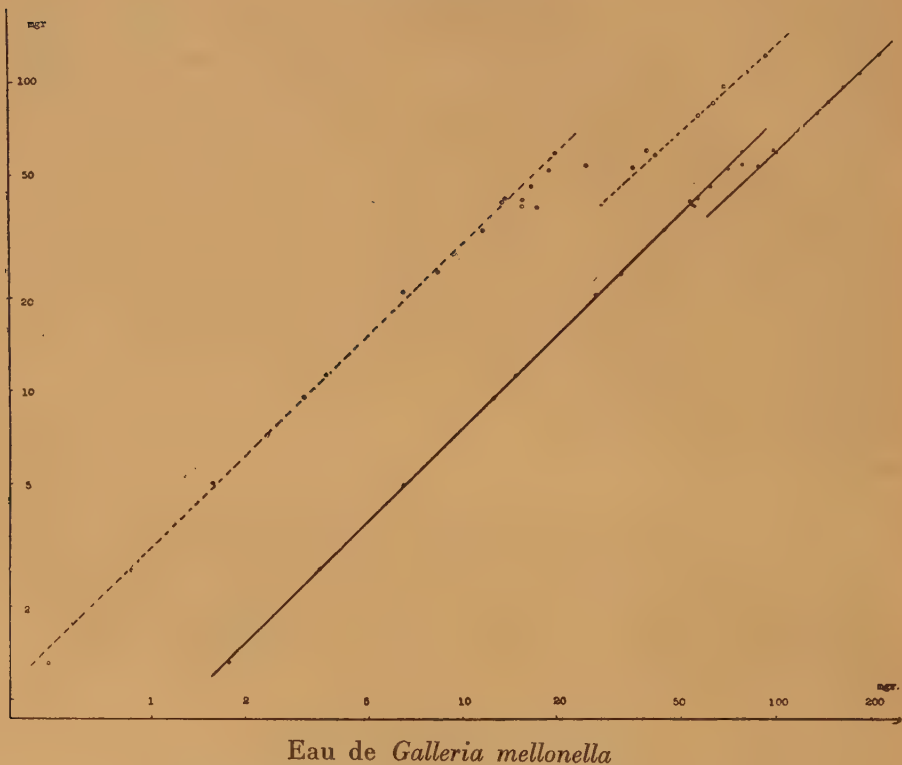
Au total, la courbe représentant la croissance de l'eau comprend deux arcs réguliers et sensiblement parallèles, décalés l'un par rapport à l'autre et séparés par une zone de discontinuité où la liaison entre la teneur en eau et le poids est très imprécise.

La description détaillée que nous venons de faire de la croissance de l'eau chez les Chenilles de *Galleria* nous permettra d'abréger beaucoup l'examen qui nous reste à faire de la croissance d'autres constituants qui présentent un accident analogue.

Il est inutile d'insister sur la croissance de l'ensemble des substances sèches. Leurs variations se déduisent immédiatement de celles que nous venons d'indiquer pour leur constituant complémentaire ; elles montrent même discontinuité et même indétermination au moment où leur teneur augmente brusquement de 58 pour 100.

Il est naturel de se demander si ces substances sèches ne montrent pas dans leur composition chimique des changements particuliers, au moment où elles croissent si brusquement. *A priori*, de tels changements sont extrêmement vraisemblables, et il serait très singulier que la teneur en eau pût diminuer si fortement, sans que certains constituants, qui d'ordinaire lui

GRAPHIQUE 48



— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

sont assez étroitement liés, varient simultanément. Au surplus, il convient de se rappeler maintenant qu'un des constituants biochimiques des larves de *Tenebrio*, le phosphore total, montre dans sa croissance un accident très particulier, que nous n'avons pas analysé en détail au moment où nous avons exposé les résultats de nos dosages, mais qui, maintenant, doit nous paraître semblable à celui que nous venons de décrire dans la croissance de l'eau des *Galleria*.

Des dosages extrêmement nombreux et très divers que demandait une telle étude, je n'ai pu jusqu'à présent faire qu'une faible part. Dans

plusieurs cas, cependant, des conclusions fermes sont permises dès maintenant.

b) CHALEUR DE COMBUSTION

Bien qu'il ne s'agisse pas ici, à proprement parler, d'un dosage chimique, j'indiquerai en premier lieu les résultats obtenus par la détermination de la chaleur de combustion des larves. Pour globaux qu'ils puissent être, ils

TABLEAU XI

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Energie (cal.)	Cendres (10 ⁻¹ mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Énergie (cal.)	Cendres (10 ⁻¹ mgr.)
6,5	1,55	8,29	0,95	56,4	17,3	110	5,45
12,5	3,07	17,0	1,61	77,8	24,8	163	5,41
15,1	3,7	19,6	1,75	87,6	34,9	247	7,25
27,6	6,9	37,7	2,79	97,9	38,7	284	»
31,8	8,3	49,1	3,44	134,5	56,9	393	8,55
44,5	11,6	67,5	4,54	162	69,9	500	»
56,2	14,3	86,1	5,10	188,5	83,2	601	10,6
54,9	15,3	98	5,52	202	90,8	641	»

n'en présentent pas moins un réel intérêt. Les chiffres ont été consignés dans le tableau XI et traduits sur le graphique 49 où ils ont été rapportés au poids frais et au poids sec.

Rapportée au poids frais, la quantité de chaleur produite par la combustion d'une larve se comporte presque exactement comme le poids sec, à la valeur près des constantes, et montre une très forte discontinuité séparant deux courbes :

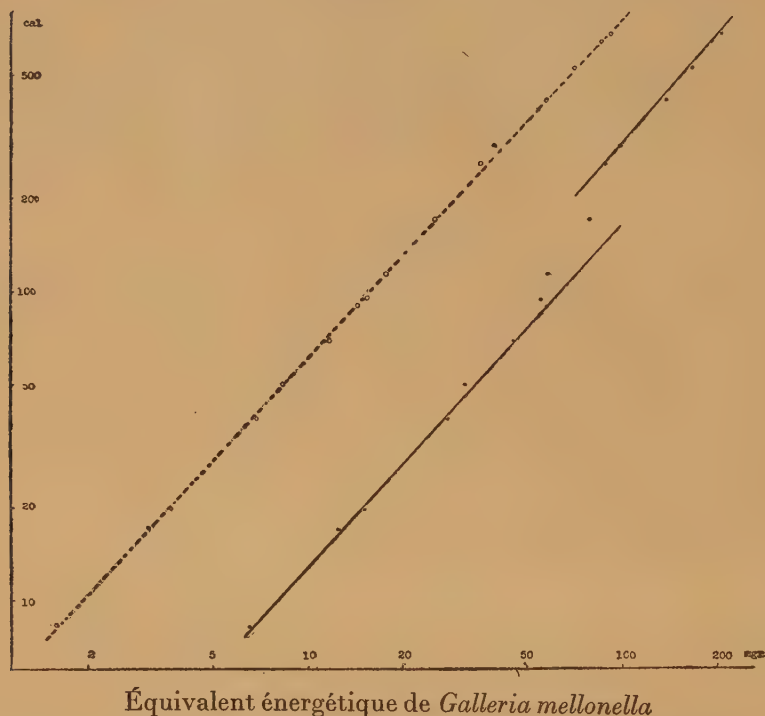
$$K = 12,8 \quad \alpha = 1,13 \quad \text{et} \quad K = 21,4 \quad \alpha = 1,16$$

Rapportée au poids sec, elle croît suivant une loi de dysharmonie très régulière : $K = 60$, $\alpha = 1,09$, exactement comme chez les *Tenebrio*.

Cette variation régulière de la chaleur de combustion des larves conduit à penser que les constituants des substances sèches les plus importants par leur masse doivent varier de façon sensiblement continue, ou, en tous cas, ne montrer que des discontinuités très médiocres. Mais rien n'exclut évidemment la possibilité, pour certains constituants dont la teneur est

peu élevée, de présenter des discontinuités liées plus ou moins étroitement à celle de l'eau.

GRAPHIQUE 49



— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

c) PHOSPHORE TOTAL

Le phosphore total est un de ces constituants à forte discontinuité. J'ai déjà rappelé comment les faits observés chez les larves de *Tenebrio* m'ont incité à doser ce constituant dans les Chenilles de *Galleria*.

Le phosphore total suit successivement dans sa croissance deux lois parfaitement distinctes, séparées par une discontinuité extrêmement marquée, aussi visible lorsque la quantité de phosphore contenu dans une larve est rapportée au poids sec, que lorsqu'elle est rapportée au poids frais (tableau XII, graphique 50). L'examen attentif des résultats montre de telles analogies entre les variations du phosphore total et celles de l'eau, qu'il paraît indiqué de comparer l'un à l'autre ces deux constituants. C'est ce qui a été fait sur le graphique 51, où l'on peut constater qu'à une

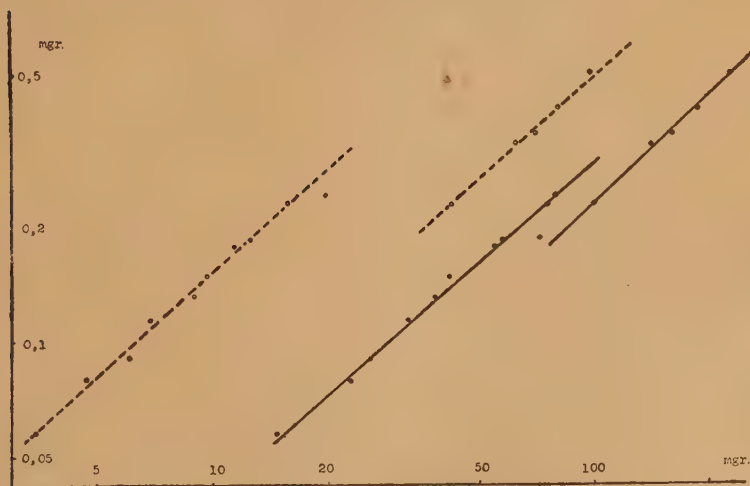
approximation très suffisante, ces deux grandeurs sont fonction l'une de l'autre, le phosphore total croissant comme la puissance 0,9 de l'eau.

TABLEAU XII

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)	P total (10 ⁻² mgr.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Eau (en mgr.)	P total (10 ⁻² mgr.)
14,5	3,47	11,03	5,78	70,4	18,7	51,7	18,5
23,0	4,66	18,34	7,96	72,5	15,6	56,9	23,0
25,9	6,00	19,9	9,05	77,8	19,5	58,3	23,8
32,2	6,8	25,4	11,3	100	41,5	58,5	22,7
38,0	8,9	29,1	13,0	138	61,1	76,9	33,1
41,5	9,6	31,9	14,7	157	68,4	88,6	34,8
54,5	11,4	43,1	17,6	181	77,3	103,7	40,9
56,3	12,5	43,8	18,15	221	93,9	127,1	50,7

Il y a là un fait très digne de remarque, mais dont l'interprétation est d'autant plus malaisée à donner que, chez le *Tenebrio*, aucun fait analogue ne s'observe.

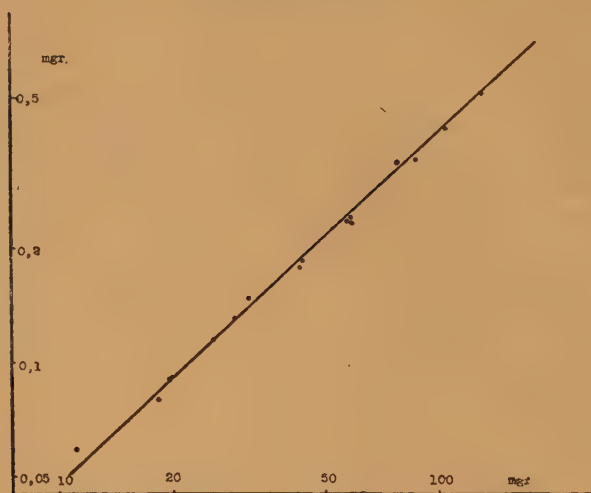
GRAPHIQUE 50



Phosphore total de *Galleria mellonella*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

GRAPHIQUE 51

Phosphore total de *Galleria mellonella*

En fonction de l'eau

d) AUTRES CONSTITUANTS

Des techniques semblables à celles qui ont été mises en œuvre chez le *Tenebrio* permettent de séparer les substances sèches de *Galleria* en trois fractions sur la signification desquelles je ne reviendrai pas. J'exposerai brièvement les résultats d'une étude encore très incomplète puisqu'elle n'a, jusqu'à présent, porté que sur sept lots d'animaux dont les poids frais

TABLEAU XIII

Poids frais (en mgr.)	Poids sec dégraissé (en mgr.)	Graisses (en mgr.)	Extractifs (en mgr.)	Poids sec total (en mgr.)	Eau (en mgr.)
9,18	1,31	0,69	0,50	2,50	6,68
19,5	2,68	1,43	0,79	4,90	14,6
37,5	4,83	3,51	1,82	10,16	27,3
59,8	7,65	9,15	2,20	19,0	40,8
69,0	9,17	11,4	2,53	23,1	45,9
127,0	16,5	27,7	3,7	47,6	79,4
196,0	26,3	45,2	4,5	76,0	120,0

variaient entre 9 et 200 milligrammes et les poids secs entre 2,5 et 76 milligrammes. Les indications qui vont être données ci-après ne peuvent avoir qu'un caractère assez provisoire. Les résultats des dosages sont consignés sur le tableau XIII et traduits sur le graphique 52.

Conformément aux prévisions que permettent les résultats de la combustion des Chenilles à la bombe calorimétrique, on peut constater que la croissance des graisses totales rapportées au poids sec se fait de façon régulière. On peut la représenter de façon convenable par une loi de dysharmonie typique :

$$K = 0,35 \qquad \alpha = 1,32$$

On voit que la croissance des graisses est beaucoup plus rapide que celle du poids sec : chez une larve de 10 milligrammes, les graisses représentent environ 27 pour 100 du poids sec, et chez une larve de 200 milligrammes, elles arrivent à en constituer près de 70 pour 100.

Rapportées au poids frais, les graisses totales varient de façon beaucoup plus complexe. Il paraît certain qu'il existe pour elles une discontinuité semblable à celle que montre le poids sec et beaucoup plus marquée encore, mais nos déterminations sont trop peu nombreuses pour que nous puissions en fixer avec certitude l'étendue et l'ampleur.

Le poids sec dégraissé présente des variations complémentaires de celles des graisses totales et semble obéir à une loi du même type. On peut représenter sa croissance d'une façon convenable par une loi de dysharmonie :

$$K = 0,48 \qquad \alpha = 0,82$$

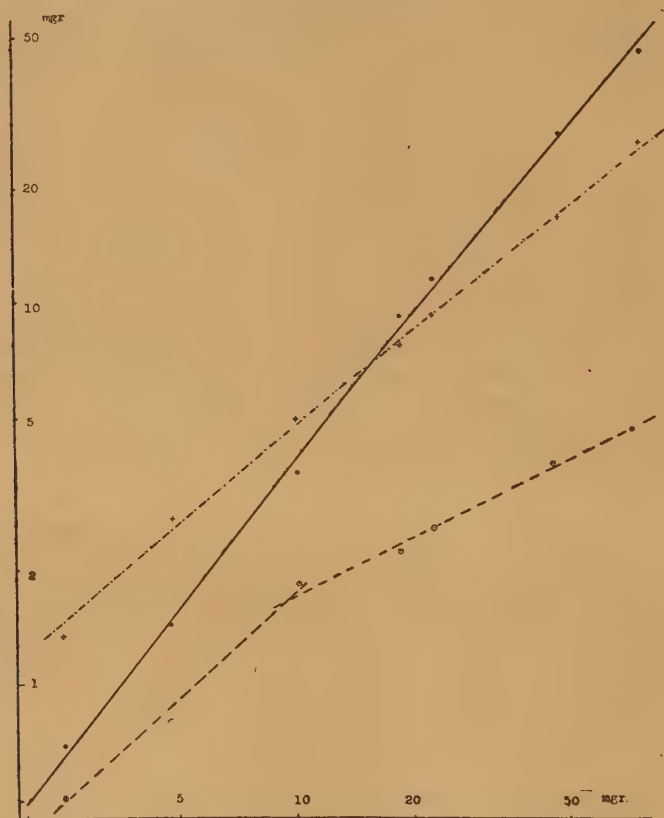
Sa croissance est donc beaucoup moins rapide que celle du poids sec : il représente plus de 50 pour 100 des substances sèches d'une larve de 10 milligrammes et moins de 35 pour 100 du poids sec total d'une larve de 200 milligrammes.

On voit que les chiffres dont nous disposons conduisent à une représentation assez simple de la croissance des graisses et de celle des substances sèches. Mais cette conclusion ne doit être acceptée que sous réserve d'une étude plus complète qui pourra fort bien conduire à des interprétations différentes de celle que nous venons de donner. En particulier, il est possible que, faute d'un nombre suffisant de déterminations, des discontinuités assez notables nous aient échappé.

Les extractifs représentent pour les *Galleria*, comme pour le *Tenebrio*, un ensemble très complexe de constituants dont la détermination est

assez peu précise (1). Les chiffres dont nous disposons indiquent cependant avec netteté une loi de croissance d'un type différent de ceux que nous avons rencontrés jusqu'à présent. Qu'on les rapporte au poids sec ou au poids frais, la courbe a le même aspect et se montre formée de deux droites

GRAPHIQUE 52



Lipides totaux, substances sèches dégraissées, extractifs de *Galleria mellonella*

—— Lipides, - · - · - substances sèches dégraissées, - - - - - extractifs, en fonction du poids sec. Coordonnées logarithmiques.

concourantes. L'ensemble des constituants, autres que les graisses, extraits par l'alcool à 95° bouillant, croît parallèlement au poids sec tant que la larve pèse moins de 50 milligrammes, et beaucoup plus lentement que ce

(1) Voir sur ce point, p. 150

dernier ensuite. Il est possible et même probable qu'à la discontinuité dans les vitesses, que traduit la décomposition de la courbe en deux droites faisant un angle très marqué, se superpose une discontinuité dans les teneurs comparable à celles que nous ont montrées les constituants précédem-

GRAPHIQUE 53



Cendres de *Galleria mellonella*

En fonction du poids sec. Coordonnées logarithmiques.

ment indiqués. Mais jusqu'à présent, il est impossible de rien affirmer à ce sujet.

Les cendres ont été déterminées en même temps que la chaleur de combustion des larves. Ce procédé d'analyse, très commode, est, nous le savons, assez peu précis. On peut voir sur le graphique 53 que la loi de croissance peut être représentée par deux droites de pentes différentes séparées par une discontinuité.

II. — Interprétation des faits expérimentaux

L'étude de la croissance biochimique des Chenilles de *Galleria*, que nous arrêterons provisoirement ici, est, malgré sa brièveté, extrêmement instructive. L'étude du *Tenebrio* nous avait montré qu'un organisme pouvait croître en obéissant à des lois régulières et monotones, si simples qu'on pouvait les considérer comme les lois élémentaires de la croissance biochimique. Mais cette simplicité même, qui faisait leur intérêt théorique, impliquait que, pour représenter des croissances plus complexes, d'autres lois fussent invoquées. Il arrive, et j'ai cité quelques exemples de ce fait,

qu'une courbe complexe se décompose de façon suffisamment exacte en deux ou trois arcs de courbe puissance. Chez *Galleria mellonella*, à côté de courbes semblables à celles que nous avons déjà étudiées, nous rencontrons un type de courbe nouveau, assez inattendu, qui mérite une étude attentive. Certains constituants gardent entre eux, au cours de la croissance, des rapports de dysharmonie tout à fait semblables à ceux que nous connaissons bien et ne demandent pas un examen particulier. Le fait remarquable et qu'il convient de commenter, est l'accident qui partage en deux tronçons, séparés par une discontinuité, les courbes de croissance des divers constituants. L'eau étant le constituant sur lequel nous possédons la documentation de beaucoup la plus complète, c'est sur cet exemple particulier que nous raisonnerons désormais. Il est d'ailleurs évident que nos conclusions ne valent pas seulement pour ce cas mais qu'elles s'étendent en ce qu'elles ont d'essentiel à tous les constituants dont la croissance présente un accident du même genre.

Dans la première partie de la croissance, qui s'étend jusque peu après la dernière mue, la teneur en eau reste constante ; dans la dernière partie, qui précède la métamorphose, la Chenille s'appauvrit graduellement en eau, mais la variation est assez lente pour qu'à chaque instant la composition puisse être considérée comme approximativement en équilibre. En chaque point, les variations individuelles autour de la composition moyenne déterminée sur un petit nombre d'individus, tout en étant assez notables, n'en ont pas moins la signification d'écarts fortuits de part et d'autre d'une loi moyenne. Mais, peu après la dernière mue, se place le passage de la première loi de croissance à la seconde, d'un premier équilibre à un second, très différent. Les Chenilles n'étant pas identiques, la croissance rapide des substances sèches, qui permet ce passage, ne commence pas chez tous les individus au même point précis. En général, elle débute aux environs de 60 ou 70 milligrammes, tantôt plus tard, tantôt plus tôt, et il suffit d'examiner le graphique pour constater que, de trois larves pesant 80 milligrammes, l'une peut se trouver obéir encore à la loi de croissance des Chenilles jeunes, tandis que la seconde suit déjà la loi à laquelle sont soumises les larves adultes, et que la troisième se trouve avoir une composition intermédiaire. L'extrême variabilité individuelle qui se manifeste à ce stade apparaît ainsi comme corrélative du grand changement de composition chimique qui caractérise le passage de la première loi de croissance à la seconde. Il est évident que, durant cette période où la composition chimique est en évolution rapide, les écarts à la teneur moyenne, et la teneur moyenne elle-même, n'ont qu'une signification singulièrement moins précise que dans les autres régions de la courbe.

Dans ces conditions, il apparaît comme bien difficile de déterminer la loi

de croissance correspondant à l'intervalle 50 — 100 milligrammes. On peut même très légitimement douter qu'une telle loi existe, si l'on donne au mot loi le sens précis de relation fonctionnelle. Les faits que nous avons décrits et les interprétations qui viennent d'en être données conduisent, en effet, à penser que dans cette zone de transition, la liaison entre la teneur en eau et le poids n'est plus une véritable relation fonctionnelle mais seulement une corrélation assez lâche. Au début et à la fin de la croissance, la composition chimique d'une larve est déterminée par son poids et suit une loi de dysharmonie parfaitement définie; dans cette zone de transition, au contraire, des larves de même poids peuvent présenter toutes les proportions de substances sèches et d'eau comprises entre deux limites, sans qu'aucune d'elles puisse être considérée comme particulièrement normale.

En résumé, après avoir parcouru une longue étape de croissance pendant laquelle la détermination du poids suffit à faire connaître de façon très approximative la teneur en eau, les Chenilles de *Galleria*, peu après la dernière mue, subissent une sorte de crise pendant laquelle la teneur en eau diminue brusquement. A ce moment, la connaissance du poids ne permet plus de prévoir la composition chimique que l'on peut légitimement considérer comme indéterminée. Puis tout rentre dans l'ordre et de nouveau, jusqu'à la métamorphose, la composition chimique devient fonction du poids.

Les conclusions qui précèdent s'appliquent, au moins dans leurs grandes lignes, aux autres constituants des larves de *Galleria*. Elles valent également pour le seul des constituants des larves de *Tenebrio* dont la croissance nous ait paru complexe, le phosphore total. Mais en dehors de ces deux exemples, je ne connais aucun fait comparable à ceux que nous venons de décrire (1).

Il n'y a cependant aucune raison de croire que les discontinuités que nous venons d'étudier ne puissent s'observer que chez des Insectes, et il est, au contraire, raisonnable d'admettre que, maintenant que leur existence est connue, on saura les retrouver en bien des circonstances. Je tiens

(1) FAURÉ-FRÉMIET et DRAGOIU ont constaté que la composition chimique du poumon fœtal de Mouton variait constamment au cours du développement, le taux des divers constituants variant lui-même d'une manière essentiellement discontinue. Les discontinuités séparent des périodes de quasi-équilibre, caractérisées par la valeur presque constante des rapports qui relient les valeurs numériques de quelques substances; à chacune d'elles, un ou plusieurs constituants voient leur taux augmenter ou diminuer très brusquement. Ces conclusions, que je viens de reproduire presque textuellement, semblent de prime abord presque identiques aux nôtres, mais il faut prendre garde qu'il s'agit, pour FAURÉ-FRÉMIET et DRAGOIU, de discontinuités dans les taux des divers constituants, tandis que nous avons étudié les discontinuités de la masse de certains constituants. Il me paraît cependant probable qu'il s'agit là d'un cas semblable à ceux que nous avons étudiés et qu'à deux reprises, dans la croissance du poumon fœtal de Mouton, existent des périodes où la composition chimique est indéterminée. Malheureusement, sur ce matériel très difficile, il est impossible d'avoir des chiffres assez précis pour que cette hypothèse puisse être vérifiée.

même pour très vraisemblable que, parmi les constituants de divers organismes dont on connaît la croissance, plusieurs se comportent comme l'eau des *Galleria*. Seulement, comme on n'a jamais cherché ces discontinuités, et qu'au contraire on a toujours postulé l'existence de courbes continues, on n'a pas analysé d'assez près les régions des courbes de croissance biochimique où l'allure du phénomène change rapidement. Nous savons maintenant que, lorsque la croissance s'accélère brusquement ou qu'au contraire elle se ralentit rapidement, il convient de multiplier les dosages dans cette zone critique. Il est fort possible que, ce faisant, on arrive dans certains cas à préciser la forme d'une courbe parfaitement définie, mais je tiens pour assuré que, sur d'autres exemples, on arrivera par là à mettre en évidence des indéterminations semblables à celles que nous avons apprises à connaître. Bien des données considérées comme acquises se trouveront ainsi remises en question. En particulier, beaucoup de ces courbes compliquées, que l'on construit si volontiers, en faisant subir aux chiffres expérimentaux des calculs variés, risquent fort de changer radicalement d'apparence.

Les courbes du type que nous venons d'étudier ont pour nous, d'un autre point de vue, un intérêt si évident qu'il nous suffira de le signaler en quelques mots. Nous avons rappelé, dans l'étude des lois de la croissance pondérale que nous avons faite au début de ce travail, qu'une courbe poids-temps présentait toujours un certain nombre de points anguleux, où la vitesse de croissance présente des variations discontinues. Certaines de ces discontinuités sont liées manifestement à des changements des conditions externes, naissance par exemple, ou internes, comme la puberté, ou mixtes, comme la mue. Il apparaît maintenant comme fort probable que d'autres discontinuités peuvent être corrélatives de changements brusques dans la composition chimique, semblables à ceux que nous venons d'étudier, le passage d'un cycle de croissance à un autre coïncidant avec le passage d'un premier équilibre chimique à un deuxième.

Enfin, pour terminer, nous devons faire une remarque plus particulière. Chez la *Galleria*, comme chez beaucoup d'Insectes et peut-être chez tous, la métamorphose ne se place pas à un poids rigoureusement déterminé, mais peut avoir lieu chez des larves de taille assez inégale. Contrairement à ce qui se passe chez le *Tenebrio*, où à la fin de la vie larvaire deux ou trois mues peuvent être supprimées, il semble bien, d'après les recherches de TCHANG YUNG-TAÏ, que chez les *Galleria*, la métamorphose ne puisse avoir lieu que si la Chenille a passé la dernière mue qu'elle doit subir dans un développement normal. Encore convient-il d'alimenter les Chenilles dans les heures qui suivent la mue pour que la métamorphose soit possible, le pourcentage des individus métamorphosés augmentant d'ailleurs rapidement

avec la durée de cette alimentation. En rapprochant ces faits des résultats de notre étude chimique, nous pouvons admettre que la métamorphose n'est possible que lorsque la Chenille, ayant franchi la crise qui suit la dernière mue, a vu sa composition chimique redevenir fonction du poids. A ce moment, si elle n'a pas encore atteint la composition chimique caractéristique d'une Chenille prête à la métamorphose normale, elle en est assez proche pour qu'une métamorphose prématurée, mais déjà capable de s'achever, puisse être déclanchée par une inanition prolongée.

RÉSUMÉ

Je résume ci-dessous les principaux faits établis dans ce chapitre :

a) Croissance biochimique de *Tenebrio molitor*. — Les constituants assez variés dont la croissance a été suivie présentent, à l'exception d'un seul, des variations très régulières au cours de la vie larvaire. La croissance en fonction du poids frais peut être représentée par des courbes puissance. Les valeurs des deux paramètres correspondant à chacun de ces constituants ont été rassemblées dans le tableau IX de la page 167.

La teneur en eau diminue constamment au cours de la vie larvaire. L'augmentation corrélative de la teneur en substances sèches est due essentiellement à la croissance rapide des graisses, la teneur en substances dégraissées n'augmentant que fort peu et la teneur en extractifs diminuant beaucoup. Le carbone total croît un peu plus vite que le poids sec et les cendres beaucoup moins vite que le poids frais.

La teneur en azote total diminue constamment par suite de la diminution progressive de la teneur en azote non protéique et bien que la teneur en azote protéique augmente légèrement.

Les teneurs en phosphore lipidique et en phosphore nucléique diminuent rapidement et de façon à peu près parallèle.

Le phosphore total est le seul parmi les constituants étudiés dont la croissance ne soit pas régulière. Tant que les larves pèsent moins de 90 milligrammes, il croît un peu plus vite que le poids frais, puis sa croissance s'arrête pour ne reprendre que lorsque les larves pèsent plus de 120 milligrammes.

La teneur en graisses présente, suivant les conditions physiologiques, des variations de très grande amplitude.

Il semble que tous les changements observés puissent s'interpréter par une accumulation progressive des réserves hydrocarbonées et pro-

téiques et que rien n'oblige à admettre une variation systématique de la composition du protoplasme, corrélative de la croissance.

La loi de variation des divers constituants est identique dans sa forme à la loi de dysharmonie rencontrée dans l'étude morphologique de la croissance. Elle représente la première et la plus simple approximation que l'on puisse donner de la croissance d'un constituant dont la teneur ne reste pas constante.

b) Croissance biochimique de *Galleria mellonella*. — Les quelques constituants dont l'étude a été faite croissent jusqu'à la dernière mue suivant des lois de dysharmonie semblables à celles que l'on observe chez la larve de *Tenebrio*. Un peu après que cette dernière mue a eu lieu, et à un poids qui peut varier assez largement suivant les individus, mais qui reste de l'ordre de 60 milligrammes, les larves subissent une sorte de crise qui, en très peu de temps, amène un changement considérable dans leur composition chimique.

La teneur en substances sèches augmente de près de 60 pour 100 et la teneur en graisses de 125 pour 100, tandis que la teneur en eau baisse de 34 pour 100 et la teneur en phosphore total de 40 pour 100. Lorsque le poids a atteint 100 milligrammes, la croissance redevient régulière et suit à nouveau des lois de dysharmonie.

La croissance biochimique présente ainsi, dans ce cas, de véritables discontinuités qui intercalent, entre deux périodes où la composition chimique est déterminée par le poids, une zone d'indétermination pendant laquelle toutes les compositions chimiques comprises entre deux limites assez éloignées l'une de l'autre semblent également probables.

CHAPITRE IV

ÉNERGÉTIQUE DE LA CROISSANCE DE *TENEBRIO* MOLITOR

Les mensurations et les dosages pratiqués aux divers stades de la croissance des *Tenebrio molitor* nous ont montré des changements graduels de la morphologie et du chimisme des larves. Nous chercherons dans ce chapitre des caractéristiques plus générales qu'aucune de celles que nous avons étudiées jusqu'à présent, en abordant le problème de la croissance par son côté énergétique.

Malgré la diversité des dosages, notre analyse est restée nécessairement incomplète et, pour un certain nombre de constituants, nous ne savons rien encore. Aussi les techniques qui permettent la détermination des propriétés globales de l'organisme, qui n'auraient que peu d'intérêt si notre étude avait pu ne rien négliger, nous sont-elles encore précieuses. Certains des chiffres que nous avons donnés, le carbone total ou le poids sec par exemple, fournissent des évaluations de ce genre, mais aucun ne donne une valeur aussi compréhensive que celle que l'on obtient en évaluant l'énergie contenue dans chaque larve, par le nombre de calories dégagées dans une combustion à la bombe calorimétrique. Ces mesures permettent d'instructives comparaisons qui, faites sur d'autres bases, n'auraient guère de signification.

Le véritable intérêt de ce genre de détermination n'est cependant pas là, et ce chapitre a surtout pour objet d'exposer les résultats d'une étude énergétique de la nutrition des *Tenebrio molitor*, au cours de la vie larvaire. Lorsque la larve croît, sa composition change graduellement, cependant que son alimentation reste invariable. Il faut donc que les réactions qui transforment la farine en substance de *Tenebrio* dépendent de la taille de la larve. Nous ignorons quelles sont ces réactions, mais s'il nous est interdit de les suivre dans leur détail, nous pouvons néanmoins en déterminer certaines caractéristiques générales, dont nous étudierons les variations au cours de la croissance. Une étude énergétique de la croissance est particulièrement propre à remplir ce but : elle exprime sous une forme synthétique, le *rendement*, les liens qui unissent les deux termes extrêmes de la chaîne des réactions, l'aliment et l'animal.

LES RENDEMENTS DE LA CROISSANCE

I. — Définitions

Un animal, en croissant, fixe dans les tissus néoformés une fraction des calories qu'il trouve dans son alimentation. En s'inspirant de la définition mécanique, on pourra appeler *rendement énergétique* de la croissance, le rapport de la quantité d'énergie fixée à la quantité d'énergie utilisée (1).

La fraction qui ne se retrouve pas sous forme de tissus sert à diverses fins. Une partie permet à l'organisme d'assurer le jeu de ses diverses fonctions physiologiques et la réparation de ceux des tissus déjà formés qui s'usent par leur fonction. Une autre pourvoit à la dépense d'énergie nécessitée par les mouvements. Ces deux sortes de dépenses, qui se rencontrent chez l'animal adulte aussi bien que chez le jeune, sont sans rapport avec la croissance et représentent à elles deux ce que l'on peut nommer l'énergie d'entretien, en donnant à ce terme un sens assez large. Ce qui reste, différence entre énergie utilisée et énergie d'entretien, n'est dépensé que parce que l'animal croît : ce sera, si l'on veut, le coût de la croissance. Si l'on peut déterminer l'énergie d'entretien, on possède les éléments du calcul d'un deuxième type de rendement, plus rationnel que celui que nous connaissons déjà, puisqu'il ne fait intervenir dans sa définition que des grandeurs liées à la croissance. Ce sera le *rendement énergétique réel* de la croissance, rapport de l'énergie fixée au coût de la croissance.

Ce rendement réel, plus instructif que le rendement apparent, ne nous renseigne cependant pas sur un phénomène énergétique important.

Les constituants avec lesquels l'organisme en croissance édifie ses tissus, peuvent, suivant les cas, être très proches de ceux qu'il trouve dans ses aliments ou, au contraire, en être très différents. Dans les deux cas extrêmes, on peut concevoir que les processus de croissance aient des rendements, apparent et réel, du même ordre de grandeur. Cependant le travail de synthèse est dans le premier cas beaucoup plus grand qu'il ne l'est dans le second. La notion d'un *rendement énergétique des synthèses*, proposée par WURMSER et par RAPKINE, essaie de traduire cette différence. Le numérateur de ce rendement exprime l'élévation de potentiel chimique due à la formation des tissus aux dépens des aliments, différence entre l'énergie de ces tissus et l'énergie des substances qui leur ont donné naissance. Son dénominateur devrait, semble-t-il, représenter l'énergie qui, à

(1) « Utilisée », et non « absorbée », car une partie de l'énergie absorbée se retrouve dans les résidus du métabolisme et ne doit pas entrer en ligne de compte.

un titre quelconque, a joué un rôle dans ces synthèses, et ne représenter qu'elle. Mais ce n'est pas là chose facile, et la question mérite une étude attentive, qui sera mieux à sa place au moment où j'aurai, à mon tour, à calculer un rendement de ce genre.

Ces définitions rappelées, l'objet essentiel de ce chapitre est aisé à formuler : étudier les variations des divers rendements caractéristiques de la croissance au cours du développement.

Mais tout d'abord, un court historique est nécessaire.

II. — Historique

L'étude de l'énergétique de la croissance a été faite sur des organismes très divers, fort éloignés dans l'échelle des êtres, mais n'appartenant qu'à un petit nombre d'espèces. Nous ne disposons à l'heure actuelle que de chiffres peu nombreux, d'une valeur inégale, mais généralement assez imprécis. Les recherches énergétiques rencontrent, en effet, même dans les cas les plus favorables, de grosses difficultés pratiques dont on se rendra compte lorsque je ferai la critique des techniques dont j'ai moi-même fait usage. Le résultat final ne s'obtient qu'à partir de données nombreuses, dont plusieurs ne peuvent s'atteindre que par des procédés indirects et d'une précision médiocre ; et les calculs auxquels ces données doivent, en fin d'expérience, être soumises, aggravent encore le plus souvent l'incertitude des résultats.

Malgré tout, les faits acquis jusqu'à présent sont assez cohérents. On s'en rendra compte par les exposés d'ensemble dûs à TERROINE et WURMSER (1922) ou à LEHMANN (1925), qui me dispenseront d'un historique général et me permettront d'exposer seulement ce qui, dans cette question, concerne les Insectes. Encore laisserons-nous de côté les travaux de FARKAS qui traitent de l'énergétique du développement embryonnaire, et ceux de TANGL, de WEINLAND, d'ARON et GRALKA, consacrés à l'énergétique de la métamorphose. Il s'agit là de problèmes que nous n'aborderons pas dans ce travail, et qui d'ailleurs sont assez différents de celui qui nous préoccupe ici.

La seule étude que nous ayons à examiner (1) porte sur la croissance postembryonnaire du Ver à soie, et a été faite par TANGL, d'après des données antérieurement publiées par KELLNER. Le rendement énergé-

(1) Les besoins alimentaires des larves de quelques espèces comme le Dytique (BLUNCK) ou le Dixippe (TITSCHACK) ont été étudiés. Mais les résultats obtenus sont si imprécis que nous n'en pourrions tenir compte.

tique apparent a été calculé pour chacun des cinq stades larvaires. Très voisin de 25 pour 100 jusqu'à la troisième mue, il s'élève à 43,1 pour 100 au quatrième stade, et à 61,5 pour 100 au cinquième. Pendant la plus grande partie de la croissance, celle qui s'étend de la naissance à la fin du troisième stade et correspond à une multiplication du poids initial par plus de 270, le rendement est constant et proche de celui qui caractérise la croissance des Mammifères nouveau-nés. Après la troisième, et surtout après la quatrième mue, périodes durant lesquelles la masse de l'animal n'est plus que vingtpliée, mais pendant lesquelles se produisent des phénomènes physiologiques et chimiques très importants, le rendement s'améliore beaucoup. Ce fait pourrait, a-t-on suggéré, s'expliquer par l'évidente diminution de l'activité musculaire des larves âgées. Cette interprétation demande une confirmation expérimentale et, tant que le rendement réel n'aura pas été déterminé, on ne saura pas si la croissance du Ver à soie est réellement, comme il le semble, plus économique chez les larves âgées que chez les larves jeunes.

Cette étude, la seule de ce genre qui ait été consacrée aux Insectes, intéressante à divers points de vue, est malheureusement assez incomplète, puisque seul le rendement apparent a pu être calculé. Les techniques qui vont être décrites m'ont permis, chez le *Tenebrio molitor*, de déterminer le rendement apparent, le rendement réel, et, à un moindre degré de certitude, le rendement des synthèses.

III. — Techniques expérimentales

Le calcul des divers rendements, qui sont l'objet de notre étude, exige la détermination de grandeurs diverses, demandant l'emploi de techniques très différentes et d'une précision inégale. J'indique ci-après ces techniques dont je ferai ensuite la critique.

Détermination des chaleurs de combustion. — La combustion est pratiquée dans la bombe calorimétrique de Féry, qui a l'avantage d'être d'un maniement commode et de permettre des mesures rapides (1).

L'étalonnage, pratiqué avec de l'acide benzoïque pur pour calorimétrie, m'a montré qu'avec l'appareil dont je disposais, les écarts entre les diverses mesures d'une même chaleur de combustion ne dépassaient pas 2 ou 3 pour 100. L'erreur commise sur les mesures portant sur les larves de *Tenebrio*

(1) Je tiens à remercier ici M. le professeur A. Mayer, à qui je dois d'avoir pu utiliser cet appareil. J'adresse également mes remerciements amicaux à M. Wurmser qui m'a fait profiter de sa compétence particulière sur les questions de cet ordre.

ou sur la farine est certainement du même ordre, comme me l'ont montré une série de mesures comparatives.

Les larves destinées à la combustion étaient généralement desséchées dans le vide à 70°, afin d'éviter l'oxydation des graisses. Les déterminations faites sur des larves desséchées simplement à 100°-102° m'ont d'ailleurs donné des résultats identiques aux précédents.

Rationnement des larves. — Dans les expériences dont les résultats vont être rapportés, les larves de *Tenebrio* ont été nourries, soit de farine de froment pure, soit de farine lactée.

Des lots, comptant de 20 à 100 ou 200 larves suivant leur taille, sont constitués avec des individus aussi semblables que possible. Chaque lot est pesé et placé dans une quantité de farine connue, et le poids sec d'un échantillon de celle-ci est déterminé en même temps. L'expérience achevée, les larves sont pesées à nouveau et le poids sec de la farine restante est déterminé. Par différence on calcule l'accroissement moyen et la consommation moyenne d'une larve et, d'après les résultats des combustions, la quantité de calories fixées et la quantité de calories consommées. Ce dernier calcul est légitime, parce que les excréments sont, avec les régimes adoptés, très peu abondants et qu'ils ont, en outre, une chaleur de combustion peu différente de celle de l'aliment consommé.

Les chiffres obtenus par l'emploi des techniques dont je viens d'exposer rapidement les principes permettent, comme nous allons le voir, la détermination des divers rendements que nous avons définis.

VI. — Utilisation des chiffres expérimentaux

Comme dans toutes les études de ce genre, quelques calculs préalables sont nécessaires. Le plus important est le calcul, à partir de l'augmentation du poids de la larve, déterminée par pesée, de l'accroissement de ses substances sèches et de son gain d'énergie ; ce calcul suppose que les animaux étudiés ont la composition moyenne idéale. Il faut donc, pour que le résultat soit valable, que le nombre des individus entrant dans une même expérience soit assez grand. On sait par ailleurs les dangers que présente, dans l'étude des phénomènes biologiques, l'emploi des calculs par différence. Ici, cet emploi est inévitable. Pour en atténuer, dans la mesure du possible, les graves inconvénients, il convient que les expériences soient assez prolongées pour permettre un accroissement important du poids des larves. Malgré tout, les résultats peuvent être entachés d'une erreur assez notable, qu'il est d'ailleurs bien difficile de chiffrer.

La détermination du poids d'aliment consommé et de l'énergie corres-

pondante est beaucoup moins aléatoire. La farine de froment, qui a été l'aliment exclusif d'une des deux séries d'animaux dont le métabolisme matériel et énergétique a été étudié, constitue un régime imparfait à certains égards, comme nous le verrons, mais extrêmement commode au point de vue pratique. C'est un aliment homogène, de composition constante, de conservation parfaite et que, les larves digèrent bien. La farine lactée est d'un emploi presque aussi commode. Si elle présente l'inconvénient d'être très sensiblement moins homogène que la farine pure, elle a, sur cette dernière, des avantages biologiques évidents : aliment plus complet, elle assure aux larves de *Tenebrio* une croissance plus régulière et un peu plus rapide.

Que l'on adopte l'un ou l'autre de ces régimes, les expériences peuvent être poursuivies assez longtemps pour que la quantité d'aliment consommé puisse être déterminée avec une précision très satisfaisante. L'énergie correspondante est calculée très simplement. On obtient donc toutes les données requises en usant seulement de la balance. Il ne semble pas qu'en procédant ainsi on puisse commettre d'erreur sensible.

Les résultats les plus incertains sont ceux du calcul de l'énergie d'entretien, qu'à la vérité il est assez malaisé de définir exactement. Des divers procédés qui semblent permettre la détermination de cette grandeur, un seul a pu être employé ici avec quelque sécurité. Encore ses résultats ne sont-ils point d'une rigueur bien grande.

Ce procédé utilise les résultats des expériences de rationnement d'animaux nourris à la farine pure ou, plus exactement, ceux que donnent ces expériences prolongées très longtemps (1). Les larves nourries exclusivement de farine de froment croissent d'abord de façon régulière en manifestant des besoins alimentaires très bien définis, comme en fait foi la constance du rendement énergétique apparent, tel qu'il est consigné dans le tableau XV. Dans tous les lots cependant, au bout d'un temps plus ou moins long, cinq ou six semaines en général, la croissance se ralentit assez brusquement en même temps que diminue, dans de très fortes proportions, la consommation de farine. Le rendement prend des valeurs très basses et très disparates. Si l'on prolonge encore l'expérience, les animaux cessent de grandir et la quantité de farine consommée tombe à une valeur minimum. Enfin, l'élevage périclite (2).

(1) De trois à cinq mois.

(2) On doit donc, semble-t-il, admettre que la farine est à elle seule incapable d'assurer le développement normal des *Tenebrio* et qu'un ou plusieurs éléments indispensables lui font défaut ou ne s'y trouvent qu'en quantité insuffisante. Dans ces conditions, on pourrait craindre que ceux des chiffres que nous donnerons plus loin et qui se rapportent à la première série d'expériences, où l'aliment exclusif a été la farine, ne diffèrent beaucoup de ceux que l'on obtiendrait en donnant aux larves une alimentation plus complète. On verra qu'il n'en est rien, en comparant les résultats des deux séries d'expériences. Au surplus, ce que nous faisons ici est beaucoup moins une étude proprement physiologique qu'une comparaison des larves grandes et petites, que permet, en tout état de cause, l'alimentation à la farine.

Ces faits connus, nous pouvons nous inspirer des hypothèses et du mode de calcul dont ont fait usage TERROINE et WURMSER dans leur étude énergétique de la croissance de l'*Aspergillus niger* (*Sterigmato-cystis nigra*). Distinguons dans la ration de l'animal deux parties, ayant chacune son rôle, la ration d'entretien d'une part, la ration de croissance d'autre part. Admettons que la première soit proportionnelle au poids et la deuxième à l'accroissement de ce poids. Admettons aussi que, dans nos expériences, les coefficients de proportionnalité, variables peut-être avec la taille, ne dépendent pas de l'intensité de la croissance.

Dès lors, un calcul est possible. Sur chacun des lots de larves dont nous faisons l'étude, nous pouvons calculer plusieurs rendements apparents de la croissance. Les chiffres du début sont les seuls qui se retrouvent sensiblement d'une expérience à l'autre ; eux seuls doivent entrer dans nos tables pour définir le rendement apparent de la croissance normale. Les chiffres que l'on détermine ensuite, inférieurs aux précédents, n'ont pas de valeur stable, et, d'une expérience à l'autre, présentent des écarts considérables. Mais, comparés aux précédents, ils peuvent, conjointement à eux, servir à calculer séparément ration d'entretien et ration de croissance : deux équations du premier degré à deux inconnues suffisent à résoudre la question. Si nos hypothèses sont correctes, lorsqu'à la fin d'une série d'expériences la croissance est complètement arrêtée et que le rendement est tombé à zéro, la ration totale de l'animal doit se confondre avec la ration d'entretien, calculée comme il vient d'être dit. C'est, en effet, ce qui s'observe, au moins approximativement, dans les quelques cas où l'équilibre pondéral s'est maintenu assez longtemps (1).

On peut également essayer de mesurer l'énergie d'entretien par la calorimétrie respiratoire. Ce procédé, d'un emploi beaucoup plus général que celui dont nous venons d'exposer le principe, donne dans le cas qui nous occupe des résultats assez décevants. La ration d'entretien est calculée d'après l'intensité respiratoire de la larve au repos et à jeun ; les chiffres obtenus permettent de construire une courbe du genre de celle qui est figurée p. 219 et qui, malgré l'imprécision d'un trop grand nombre de ses points, a une allure suffisamment définie. Mais si l'on utilise les données de cette courbe pour calculer le rendement énergétique réel de la croissance pour des larves de tailles diverses, on constate que les résultats, convenables pour des animaux d'une taille moyenne, le sont beaucoup

(1) L'énergie d'entretien ne peut être calculée en comparant les expériences des deux séries. L'alimentation étant différente, les rendements réels peuvent être également différents et le calcul que nous venons de faire les suppose égaux.

moins pour des animaux plus grands ou plus petits, et peuvent même devenir absurdes pour les animaux les plus grands. De ce fait inattendu, je ne saurais donner une interprétation tout à fait sûre, mais je pense qu'on peut le comprendre en comparant ce qui se passe dans un élevage et ce qui s'observe sur des larves dont on détermine le métabolisme respiratoire.

A l'état normal, dans un élevage auquel on ne touche pas, par exemple, les jeunes larves sont plus remuantes que les larves âgées. Dans une mesure respiratoire, les larves, grandes ou petites, restent au contraire également tranquilles. Il n'est donc pas étonnant que la calorimétrie respiratoire et la calorimétrie alimentaire donnent des résultats différents. Comme, dans le problème que nous étudions, nous devons compter sous le nom d'énergie d'entretien, tout ce qui se dépense d'énergie à l'occasion des mouvements normaux, il est naturel que les résultats de la calorimétrie alimentaire soient les plus acceptables. Si cette interprétation est exacte, les résultats de l'étude du métabolisme respiratoire, qu'on ne peut utiliser pour la détermination des rendements énergétiques, ont néanmoins un sens assez précis, puisqu'ils nous donnent la mesure d'une grandeur bien définie, le métabolisme de l'animal à jeun et immobile, c'est-à-dire le métabolisme minimum à la température de l'expérience.

V. — Équivalence énergétique des larves

Le tableau XIV et le graphique 54, résument les résultats des déterminations de la chaleur de combustion des larves de *Tenebrio* en fonction

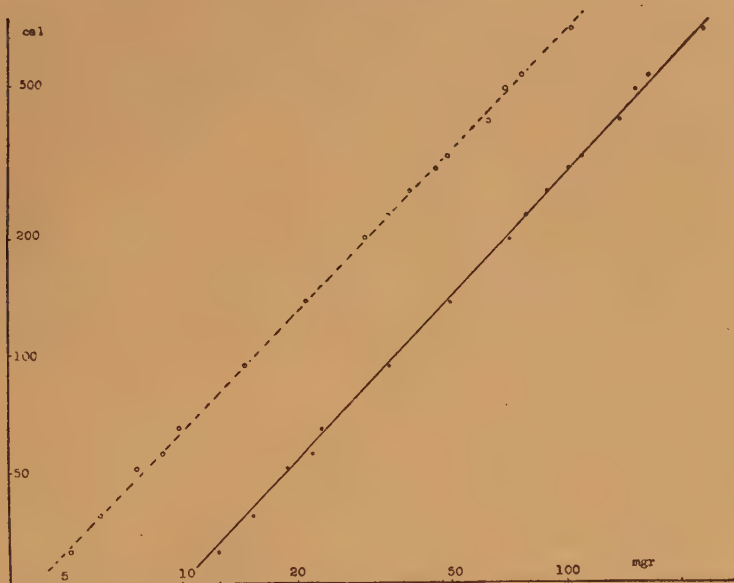
TABLEAU XIV

Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Énergie (cal.)	Poids frais (en mgr.)	Poids sec (en mgr.)	Énergie (cal.)
12,5	5,12	30,5	80,1	35,1	223
15,3	6,27	37,9	89,8	40,0	260
18,8	7,8	50,1	102,5	46,6	299
21,7	9,0	54,9	111,6	50,4	318
23,2	9,9	63,5	141,5	64,2	396
35,0	14,7	92,8	155,2	71,6	477
50,1	21,3	135	165,9	78,7	517
71,6	31,0	197	238,5	106,5	685

de la taille. Les mesures ont porté sur des animaux dont les poids variaient entre 10 et 200 milligrammes. Dans cet intervalle, les résultats sont très

réguliers et le nombre de calories donné par la combustion d'une larve augmente plus vite que son poids frais et même que son poids sec. Une loi

GRAPHIQUE 54



Equivalent énergétique des larves de *Tenebrio molitor*

— en fonction du poids frais ; ---- en fonction du poids sec.
Coordonnées logarithmiques.

de dysharmonie, semblable à celles que nous connaissons bien, traduit très exactement les faits et a pour caractéristiques :

$$\begin{array}{lll} K = 0,025 & \alpha = 1,07 & \text{par rapport au poids frais.} \\ K = 0,062 & \alpha = 1,02 & \text{par rapport au poids sec.} \end{array}$$

Une larve de taille moyenne a une chaleur de combustion de 6,3 calories par gramme sec et de 2,8 calories par gramme frais, très comparable à celles que l'on a coutume de rencontrer dans des organismes variés.

La grande quantité d'animaux dont il eût fallu disposer m'a empêché de pratiquer des déterminations semblables sur des animaux de poids inférieur à 10 milligrammes. Je me suis cru néanmoins autorisé à extrapoler les résultats jusqu'à 1 milligramme. Les courbes sont parfaitement régulières dans toute la région étudiée et, d'autre part, les dosages pratiqués sur les divers constituants ne témoignent de l'existence d'aucun accident entre 1 milligramme et 250 milligrammes. On peut donc, ce me

semble, admettre sans risquer de se tromper que la loi de variation de la chaleur de combustion déterminée sur des animaux pesant un poids supérieur à 10 milligrammes, est également valable pour des animaux d'un poids inférieur.

VI. — Expériences de rationnement

a) LARVES NOURRIES DE FARINE DE FROMENT

Les expériences de rationnement ont été pratiquées à la température du laboratoire qui, pendant qu'elles se poursuivaient, a été en moyenne de 17°. Elles ont duré le plus souvent trois ou quatre semaines, temps suffisant pour permettre un accroissement de poids de l'ordre de 25 pour 100.

L'aliment employé était une farine de froment dont j'ai déterminé les caractéristiques principales, soit :

Teneur en eau.....	12,5	pour 100 du poids frais.
Chaleur de combustion.....	4,2	cal. par gramme sec.
Teneur en graisses.....	1,5	pour 100 du poids sec.
Teneur en protéiques.....	11	pour 100 du poids sec.

Les résultats des expériences de rationnement ont été consignés dans le tableau XV. Je rappelle que chaque chiffre a été déterminé sur un lot de 20 à 200 animaux et a, de ce point de vue, la valeur d'une moyenne ; par contre, il ne représente qu'une seule mesure expérimentale et peut de ce fait être entaché d'erreurs accidentelles notables.

Dans la première et la deuxième colonne sont consignés le poids initial et le poids final d'une larve moyenne ; la troisième indique la durée de l'expérience ; la quatrième, le poids de farine sèche consommée. Tous ces chiffres résultent des mesures expérimentales. Les colonnes 5 à 7 renferment des chiffres calculés d'après des déterminations antérieures. La cinquième colonne indique l'accroissement en substances sèches d'une larve, calculé d'après le graphique 33 ; la sixième, le gain en calories calculé d'après le graphique 54 ; la septième, l'équivalent en calories de l'aliment consommé. Les deux colonnes suivantes donnent enfin les résultats de l'expérience ; la huitième donne le *rendement matériel*, rapport du poids sec de *Tenebrio* formé au poids sec de farine consommée, et la neuvième, le *rendement énergétique apparent*, rapport du nombre des calories fixées au nombre des calories trouvées dans les aliments.

Les valeurs que prennent pour chacun des lots le rendement matériel et le rendement énergétique, présentent des oscillations assez fortes, mais

ne montrent aucune variation systématique. En moyenne, le rendement matériel est de 0,18 pour 100 et le rendement énergétique apparent de 0,26 pour 100. Les écarts à cette moyenne sont assurément loin d'être négligeables, et pour des lots composés d'animaux de même taille, les rendements calculés peuvent être notablement différents. Cependant, ces incertitudes ne doivent pas trop nous surprendre. Nous savons qu'un calcul tel que celui d'un rendement est toujours dangereux, car il risque d'am-

TABLEAU XV

Poids initial (mgr.)	Poids final (mgr.)	Durée exp. (jours)	Farine consommée (mgr.)	Augm. poids sec. (mgr.)	Énergie fixée (cal.)	Énergie dépensée (cal.)	Rendement matériel apparent	Rendement énergétique apparent
0,65	0,96	21	0,64	0,409	0,65	2,7	0,171	0,242
0,94	1,47	19	1,14	0,185	1,11	4,8	0,162	0,231
3,22	4,54	18	3,18	0,474	2,85	13,4	0,149	0,215
4,76	7,06	18	5,18	0,861	5,21	21,5	0,166	0,243
8,34	12,40	18	8,53	1,56	9,45	36,0	0,183	0,263
12,7	16,1	20	7,9	1,32	8,05	33,2	0,167	0,243
20,2	28,4	43	19,5	3,32	20,2	82,0	0,170	0,246
31,8	43,7	40	27,0	4,84	29,8	113,5	0,179	0,263
36,4	50,1	43	32,3	5,75	35,6	136	0,178	0,263
43,1	53,6	22	23,0	4,40	27,3	96,5	0,191	0,284
47,3	62,2	21	31,3	6,72	42,0	132	0,214	0,318
49,8	61,3	34	27,7	4,75	29,7	106	0,172	0,284
62,5	73,3	20	25,5	4,64	29,0	107	0,182	0,272
60,5	77,3	45	43,2	7,21	45,3	181	0,168	0,251
72,1	86,0	20	30,0	6,02	37,7	126	0,201	0,299
87,6	93,0	31	14,8	2,71	17,1	62	0,184	0,275
89,5	102,5	20	28,4	5,65	35,5	119	0,198	0,298
108	119	34	29,0	4,84	30,5	122	0,167	0,251
115	125	34	27,8	4,40	27,7	116	0,158	0,238
123,8	142,2	31	44,4	8,20	52,1	187	0,184	0,289
130,8	149,4	31	42,6	8,35	53	179	0,196	0,296

plifier dans des proportions considérables des erreurs initiales de faible importance. Et nous savons, d'autre part, que deux lots de *Tenebrio*, aussi semblables qu'il est possible, croissent parfois de façon inégale, sans qu'on puisse déceler les causes de cette différence qui, à elle seule, suffit à expliquer nombre d'écarts observés.

Malgré ces irrégularités, la conclusion de notre étude est très nette. Nous venons d'ailleurs d'y faire allusion. Quelle que soit la taille de la larve, que celle-ci pèse moins de 1 milligramme ou près de 200 milligrammes,

qu'elle soit née depuis quelques jours ou proche de la métamorphose, le rendement matériel est toujours voisin de 0,18 et le rendement énergétique apparent voisin de 0,26.

Les deux rendements que nous venons d'étudier ne paraissent donc pas présenter de variations systématiques pendant toute la vie larvaire. Peut-être en existe-t-il cependant, mais elles sont trop faibles par rapport aux variations fortuites pour pouvoir être mises en évidence, et, des expériences rapportées plus haut, on doit conclure qu'au cours de la croissance du *Tenebrio*, rendement matériel et rendement énergétique apparents restent constants (1).

Occupons-nous maintenant du *rendement énergétique réel* de la croissance. J'ai déjà signalé, dans les paragraphes consacrés à la technique et à l'utilisation des chiffres expérimentaux, les difficultés que rencontre la détermination de ce rendement. Je n'y reviendrai pas et me bornerai à rappeler les artifices dont j'ai dû faire usage. Ration d'entretien et ration de croissance sont calculées séparément en combinant les données des deux phases d'une expérience de rationnement. La première, pendant laquelle la croissance est régulière, est la seule dont nous nous soyons occupés jusqu'à présent ; la deuxième, où la croissance est ralentie de façon très inégale selon les lots, s'observe en général après deux mois d'alimentation à la farine pure. Pour que le calcul donne des résultats raisonnables, il est indispensable que, pendant les deux expériences comparées, les vitesses de croissance aient été très différentes ; les expériences où cette différence n'est pas assez marquée devront être laissées de côté.

Le tableau XVI a été dressé suivant ces principes. Les expériences y sont groupées par deux, la première ayant déjà figuré dans le tableau XV, la deuxième renfermant les résultats des déterminations faites sur le même lot quelques semaines plus tard.

La première colonne donne le poids initial d'une larve, la deuxième le poids final, la troisième indique la durée de l'expérience, et la quatrième le poids de farine sèche consommée. A partir de la cinquième colonne, figurent les résultats des divers calculs dont le principe a été donné plus haut. La cinquième indique en milligrammes la quantité de farine dépensée pour former 1 milligramme de tissus larvaires ; la sixième, en milligrammes, la quantité de farine dépensée en un jour pour assurer le maintien de 1 gramme de larves dans les conditions des expériences.

(1) En toute rigueur, si la loi reliant la quantité d'énergie renfermée dans un animal à son poids sec, énoncée p. 203 est exacte, ces deux rendements ne peuvent être constants simultanément. Mais cette incompatibilité théorique, semblable à d'autres que nous avons rencontrées au chapitre III, est sans importance pratique aucune, comme il est facile de s'en assurer par un calcul tout semblable à celui que nous avons déjà indiqué.

Ces deux grandeurs sont évaluées en calories dans les colonnes suivantes, la septième indiquant l'énergie nécessaire pour la fixation de 1 calorie, et la huitième l'énergie d'entretien en calories par gramme et par jour. Les deux dernières colonnes donnent enfin le rendement matériel réel et le rendement énergétique réel.

TABLEAU XVI

Poids initial (mgr.)	Poids final (mgr.)	Durée exp. (jours)	Farine consommée (mgr.)	Farine croissance (mgr. p. mgr. tissus formés)	Farine entretien (mgr. p. gr. et p. jour)	Énergie croissance (cal. p. cal. fixée)	Énergie entretien (cal. p. gr. et p. jour)	Rendement matériel réel	Rendement énergétique réel
0,65	0,96	21	0,64	1,40	1,25	2,80	52	0,25	0,37
1,45	1,89	26	1,16						
13,3	15,8	15	5,85	1,66	6	2,68	25	0,24	0,37
15,2	16,4	34	5,52						
20,2	28,4	43	19,5	1,60	6	2,68	25	0,25	0,37
28,1	30,6	34	9,8						
31,8	43,7	40	27	1,45	6,2	2,36	26	0,29	0,42
48,8	50,7	31	12,65						
36,4	50,1	43	32,3	1,55	5,5	2,48	23	0,27	0,40
60,7	65,2	31	18,3						
47,3	63,2	21	31,3	1,60	5	2,54	21	0,27	0,39
60,5	77,3	45	43,2						
53,9	66,5	34	29,0	1,48	5,6	2,38	23	0,29	0,42
65,7	68,8	31	15,9						
72,1	86,0	20	30	1,62	5,3	2,50	22	0,26	0,40
73,6	83,5	45	31,2						
62,5	73,3	20	25,5	1,65	5,1	2,53	21	0,26	0,38
97,1	106,3	31	31,8						
130,8	149,4	31	42,6	1,60	2,7	2,35	11,5	0,28	0,43
140,7	149,9	31	27,8						

Deux conclusions peuvent être tirées de l'examen de ce tableau. Celle qui nous intéresse le plus directement est relative au rendement réel ; malgré une variabilité assez grande qui, après ce que nous avons déjà dit, ne saurait surprendre, les chiffres se groupent autour d'une moyenne sans présenter d'écart systématique : le rendement réel, pas plus que le rendement apparent, n'est fonction de la taille et reste toujours voisin de 0,40.

Si l'énergie dépensée pour la croissance reste la même pendant la vie

larvaire, l'énergie d'entretien, au contraire, décroît lorsque la taille augmente. Les chiffres sont d'ailleurs trop irréguliers pour permettre de déterminer autrement que d'une façon grossière la loi de décroissance (1).

b) LARVES NOURRIES DE FARINE LACTÉE

Les expériences de rationnement faites sur des animaux nourris de farine lactée ont été conduites exactement comme celles de la série précédente. Je donne dans le tableau XVII une partie de mes résultats, ceux qui se rapportent à des animaux placés pendant la durée de l'expérience à une température voisine de 20°. L'expérience a duré une quinzaine de jours, temps suffisant pour permettre un accroissement de poids de 30 pour 100 environ.

L'aliment employé ici est beaucoup plus complexe que celui qui a servi aux expériences précédentes, puisqu'il comporte, en outre, les éléments du lait et une forte proportion de saccharose.

Ses caractéristiques principales sont :

Teneur en eau.....	2,5 pour 100 du poids frais.
Chaleur de combustion.....	4,2 cal. par gramme sec.
Teneur en graisses.....	6,5 pour 100 du poids sec.
Teneur en protéiques.....	12,5 pour 100 de poids sec.

Chacun des lots comportait de 20 à 150 individus. Le tableau XVII est construit exactement comme le tableau XV relatif aux larves nourries de farine pure.

On voit que les chiffres obtenus, tant pour le rendement matériel que pour le rendement énergétique apparents, sont un peu plus homogènes qu'ils ne l'étaient dans la première série et sont aussi plus élevés. Le nouvel aliment est plus régulièrement et plus complètement utilisé que l'ancien et semble donc être à tous égards plus favorable. Peut-être cela tient-il à ce qu'il est beaucoup plus complexe.

Nous voyons au total, qu'entre 3 et 110 milligrammes, le rendement matériel et le rendement énergétique apparents restent constants, et égaux respectivement à 0,22 et 0,32.

Reste à calculer le rendement énergétique réel de la croissance. Nous pourrions employer, ici encore, l'artifice qui nous a servi tout à l'heure.

(1) Ces irrégularités sont assez naturelles, la ration d'entretien variant beaucoup avec la température et avec les mouvements des larves. En outre, dans le calcul qui donne simultanément ration d'entretien et ration de croissance, l'erreur relative commise sur la première de ces grandeurs est beaucoup plus forte que celle que l'on commet sur la seconde.

Le ralentissement de la croissance, observé chez les larves nourries trop longtemps de farine pure, se retrouve chez celles qui sont soumises pendant quelques semaines au régime exclusif de la farine lactée. L'amplitude du phénomène est d'ailleurs moins marquée dans le second cas que dans le premier, mais elle suffit à permettre le calcul de la ration d'entretien et de

TABLEAU XVII

Poids initial (mgr.)	Poids final (mgr.)	Durée exp. (jours)	Farine consommée (mgr.)	Augm. poids sec. (mgr.)	Énergie fixée (cal.)	Énergie dépensée (cal.)	Rendement matériel apparent	Rend. énerg. app.
3,08	4,59	15	2,65	0,56	3,36	11,1	0,212	0,302
4,59	6,01	16	2,40	0,54	3,30	10,1	0,225	0,326
4,67	6,58	14	3,71	0,72	4,38	15,6	0,194	0,282
4,94	6,81	15	3,51	0,71	4,33	14,7	0,202	0,295
7,62	10,85	14	6,24	1,25	7,7	26,2	0,201	0,294
12,75	18,41	15	11,0	2,23	14,0	42,6	0,204	0,304
13,55	18,85	14	9,85	2,08	13,1	41,3	0,214	0,317
35,7	50,7	14	27,6	6,28	39,8	116	0,227	0,344
51,7	66,9	16	27,4	6,50	41,4	115	0,238	0,360
62,2	84,5	14	43,2	9,60	61,3	181	0,223	0,338
84,5	108	16	42,8	10,2	65,5	180	0,238	0,364

la ration de croissance. Une série spéciale d'expériences a été instituée dans ce but. Des lots d'animaux laissés jusqu'alors au régime mixte farine-son, sont placés dans de la farine lactée, en même temps que d'autres nourris depuis cinq semaines avec ce seul aliment. La température, pendant les quinze jours qu'ont duré ces mesures, s'est peu écartée de 16°. Le tableau XVIII, tout semblable au tableau XVI, donne les résultats expérimentaux. Les chiffres, évidemment trop peu nombreux, autorisent cependant cette conclusion très nette que le rendement réel, pas plus que le rendement apparent, n'est fonction de la taille. Il reste égal à 0,46.

On voit aussi que, de même que les rendements apparents, les rendements réels sont plus élevés avec ce régime qu'avec le régime précédent. Nous utiliserons cette constatation dans le paragraphe suivant. Mais un fait plus curieux est la différence de grandeur de l'énergie d'entretien, qui est plus élevée chez les animaux nourris de farine lactée, que chez les animaux nourris de farine pure. La température étant à peu près la même dans les

deux séries d'expériences que nous comparons ici, cette différence ne peut être attribuée qu'à la différence de nature des aliments. Il serait évidemment fort imprudent de tirer des conclusions trop fermes d'expériences encore trop peu nombreuses. Il semble pourtant résulter de tout ce que nous venons de dire que, si l'édification des nouveaux tissus est plus écono-

TABLEAU XVIII

Poids initial (en mgr.)	Poids final (en mgr.)	Durée exp. (jours)	Farine consommée (en mgr.)	Farine croissance (en mgr. p. mgr. tissus formés)	Farine entretien (en mgr. p. gr. et p. jour)	Énergie croissance (cal. p. cal. fixée)	Énergie entretien (cal. p. gr. et p. jour)	Rendement matériel réel	Rend. énerg. réel
4,59	6,01	16	2,40	1,22	8,1	2,18	33	0,32	0,46
8,25	9,10	17	2,30						
32,5	34,2	17	9,82	1,4	12	2,28	50	0,30	0,44
30,8	36,5	17	15,4						
89,8	95,3	17	20	1,31	8,5	2,05	35	0,33	0,49
84,5	108	16	42,8						

mique lorsqu'elle se fait à partir de farine lactée, l'entretien est, au contraire, plus onéreux avec ce régime qu'avec une alimentation plus pauvre en graisses et en protéiques. Peut-être sommes-nous en présence de phénomènes d'action dynamique spécifique. Mais d'autres expériences faites en variant la nature de l'aliment sont encore nécessaires pour assurer cette opinion.

c) RENDEMENT DES SYNTHÈSES

Le rendement des synthèses, que nous devons maintenant essayer de déterminer, est d'une étude assez difficile. Avant d'en tenter le calcul, il est nécessaire d'en préciser la définition en adaptant à l'objet de notre étude les suggestions de WURMSER et de RAPKINE. Le rendement cherché est le rapport de l'accroissement d'énergie due aux synthèses, à la quantité d'énergie mise en œuvre par ces synthèses. Il est plus facile d'en déterminer le numérateur que le dénominateur.

Ce que nous connaissons de la composition de la larve, de la composition de ses aliments, et de la quantité de ceux-ci qu'elle absorbe, nous montre

que, chez les animaux nourris de farine lactée comme chez les animaux nourris de farine pure, des graisses sont synthétisées et que, dans notre matériel, cette synthèse est la seule qui ait une importance énergétique. L'origine de ces graisses devant être cherchée dans les hydrates de carbone de l'aliment (1), l'élévation de potentiel chimique qui accompagne leur formation est facile à calculer (2).

Nous sommes ainsi amenés à distinguer deux parties dans l'énergie fixée dans la larve : l'une est le gain d'énergie dont nous venons de parler, et l'autre est un simple transfert d'énergie de l'aliment à l'animal, qui ne représente aucun accroissement de potentiel énergétique.

Nous devons de la même façon, dans ce que nous avons appelé coût de la croissance, distinguer le coût des synthèses et le coût du transfert, qui correspondent aux deux fractions de l'énergie fixée dont nous venons de parler.

Le problème qu'il s'agit maintenant de résoudre est analogue à celui que nous avons rencontré tout à l'heure à propos du rendement réel de la croissance. Le calcul du coût des synthèses et du coût du transfert se fera par un procédé semblable à celui dont nous avons usé pour calculer le coût de la croissance et l'énergie d'entretien. Mais nous devons comparer ici deux expériences où la grandeur des synthèses est différente, et où, par conséquent, l'aliment doit être de nature différente. Les deux séries d'animaux que nous avons étudiées tout à l'heure et dont l'une était nourrie de farine et l'autre de farine lactée, nous fourniront les éléments nécessaires au calcul.

Nous pouvons calculer qu'en moyenne la formation de 1 gramme frais de tissus larvaires exige la dépense de 5.500 calories si l'aliment est de la farine lactée, et de 6.500 calories lorsque les animaux sont nourris de farine de froment, soit 1000 calories de plus avec ce dernier régime. On peut admettre que cette dépense supplémentaire est due au fait que les animaux nourris de farine pure ont plus de graisses à synthétiser que les autres. Connaissant les rendements matériels apparents et la composition des farines, on calcule aisément que les animaux nourris de farine pure doivent synthétiser, par gramme frais de tissus formés, au moins 85 milligrammes de graisses de plus que les animaux nourris de farine lactée. La synthèse

(1) Les protéiques absorbés sont retenus pour une si grande part dans les tissus larvaires, qu'on ne peut songer à y voir une source de graisses.

(2) WURMSER, étudiant l'*Aspergillus niger*, mesure l'accroissement d'énergie dû aux synthèses par la différence entre l'énergie emmagasinée dans le mycelium formé et celle que contient un poids d'aliment renfermant une même quantité de carbone. Ce calcul, légitime dans le cas qu'il étudie où l'aliment absorbé est un corps défini, le glucose, ne l'est plus dans le cas du *Tenebrio* où l'aliment est un mélange complexe dont les constituants peuvent intervenir inégalement dans la formation des tissus.

des graisses à partir des hydrates de carbone représentant une élévation de potentiel chimique de 2,25 calories par milligramme de graisses formées, la synthèse des 85 milligrammes équivaut à une augmentation de 190 calories. L'excès de 1000 calories du coût de la formation d'un gramme de tissus frais à partir de farine pure, sur le coût de la formation de ces mêmes tissus à partir de farine lactée, représente à peu près le coût de la synthèse de 85 milligrammes de graisses (1). On peut donc évaluer le rendement de cette synthèse à 19 pour 100.

Ce chiffre, dernier terme d'une longue série de calculs, où des données expérimentales nombreuses et de précision inégale interviennent tour à tour, ne peut prétendre qu'à une approximation assez médiocre. On remarquera que, d'après la façon dont nous l'avons calculé, et puisque les rendements, apparent et réel, sont à peu près indépendants de la taille des larves, il doit rester, lui aussi, approximativement constant au cours de la croissance.

Le chiffre auquel nous venons d'arriver est du même ordre que celui qui a été déterminé par WURMSER (1923) pour le rendement global des synthèses dans la croissance de l'*Aspergillus niger*. Mais les synthèses sont si différentes dans les deux cas qu'on ne peut guère voir dans cette analogie autre chose qu'une coïncidence. Un fait établi par TERROINE et BONNET (1927) nous intéressera davantage. La culture de l'*Aspergillus* sur des milieux contenant des quantités variables de glucose permet d'obtenir des organismes d'autant plus riches en graisses que le milieu est plus riche en glucose. Le rendement énergétique apparent s'abaisse à mesure qu'augmente la teneur en graisses. On constate, en comparant diverses cultures, que pour fixer 10 calories de graisses, à la place de 10 calories de cellulose, il faut une dépense supplémentaire de 11,2 calories. A partir de ces données nous pouvons faire un raisonnement semblable à celui dont nous avons usé tout à l'heure. La substitution de 10 calories de graisses à 10 calories de cellulose représentant une élévation de potentiel de 2,3 calories environ, le rendement de la synthèse de ces graisses est d'environ 20 pour 100, c'est-à-dire très proche de celui que nous avons calculé pour une synthèse analogue chez les larves de *Tenebrio* (2).

(1) En réalité, les 1.000 calories représentent l'excès du coût de la synthèse sur le coût du transfert des 85 mgr. de graisses, qui a lieu chez les animaux nourris de farine lactée, mais nous ne savons pas calculer le coût de ce transfert. Le rendement que nous calculons est donc un peu trop faible, mais l'erreur provenant de ce fait ne doit pas être considérable et peut fort bien être masquée par l'une ou l'autre des erreurs accidentelles inévitables dans une telle détermination.

(2) Pour des raisons analogues à celles que nous donnions tout à l'heure, ce rendement est un peu trop faible, les 11,2 calories représentant l'excès du coût de la synthèse des graisses sur le coût de la synthèse de la cellulose.

VII. — Rendements et Croissance

L'étude des divers rendements que nous avons calculés pose des questions physiologiques assez variées que nous n'avons pas à étudier ici. Je me contenterai des allusions à quelques-unes d'entre elles que j'ai eu l'occasion de faire au cours de ce chapitre. Il nous reste à examiner deux points qui nous intéressent de façon beaucoup plus directe.

En tenant compte de la composition des deux farines et de la quantité de chacune d'elles qu'une larve doit absorber pour sa croissance et son entretien, on calcule que chez les animaux nourris de farine lactée, comme chez ceux qui sont nourris de farine de froment, la formation d'un gramme de tissus frais s'accompagne d'une même consommation de protéiques, correspondant à environ 45 milligrammes d'azote.

Ce gramme de tissus renfermant, selon la taille des larves, de 35 à 38 milligrammes d'azote, les larves fixent environ 80 pour 100 de l'azote ingéré, dont 75 pour 100 sous forme de protéiques. Cette rétention si complète de l'azote absorbé, chez les larves dont la croissance se poursuit normalement, fait que les rendements apparents que nous avons déterminés expérimentalement sont assez proches des rendements maxima théoriques compatibles avec la composition élémentaire des larves et la nature du régime auquel elles sont soumises. Il paraît donc possible que d'autres régimes, plus riches en protéiques, puissent assurer à la croissance un rendement apparent supérieur à celui que nous avons déterminé avec les deux régimes utilisés jusqu'à présent, et, inversement, il est certain qu'avec des farines plus pauvres en protéiques, le rendement apparent se trouvera abaissé. Mais qu'advient-il dans l'une ou l'autre de ces hypothèses, du rendement réel qui dépend à la fois de l'intensité de la croissance, de la grandeur de l'énergie d'entretien et de la valeur du rendement apparent ? Si notre façon de calculer le rendement des synthèses est correcte, on doit s'attendre à le voir varier, moins avec la teneur en protéiques qu'avec la teneur en graisses de l'aliment. Dès lors, on peut supposer que l'intensité de la croissance augmentera, jusqu'à une certaine limite, avec la quantité de graisses que l'animal peut consommer, toutes choses étant égales par ailleurs ; et cette conclusion concorde bien avec certaines observations d'ARENDSSEN HEIM. De nouvelles expériences sont nécessaires pour résoudre les questions que nous venons de poser. Elles sont actuellement en cours et feront l'objet d'un autre travail.

Dans les autres chapitres de cet ouvrage, nous avons réussi à trouver des caractéristiques qui dépendent de la taille de l'animal, et toutes les

grandeurs que nous avons pu déterminer avec une précision suffisante, présentent des variations régulières au cours de la croissance. Il en va de même, nous le verrons bientôt, pour la grandeur du métabolisme. Faut-il croire que les rendements, par une exception unique, restent constants alors qu'organisation et chimisme varient constamment, ou au contraire faut-il admettre qu'ils changent, mais trop peu pour que nous puissions nous en apercevoir ? Tant qu'on ne disposera pas de procédés beaucoup plus précis que ceux dont j'ai pu faire usage, on ne pourra évidemment avoir une certitude sur ce point. Il se peut que des variations systématiques soient masquées dans nos expériences par les variations accidentelles très notables qui s'observent d'une série à l'autre. Mais il est aussi bien tentant de faire de la constance des rendements, une caractéristique des larves de *Tenebrio* qui, indépendante de leur âge et de leur taille, resterait immuable dans un organisme en transformation incessante.

LA GRANDEUR DU MÉTABOLISME

I. — Métabolisme minimum

L'étude du métabolisme respiratoire fournit, en général, des données fort utiles au calcul des divers rendements énergétiques de la croissance. Dans le cas du *Tenebrio*, toutefois, l'énergie d'entretien ne peut, au moins dans les conditions de mes expériences, être calculée à partir de mesures respiratoires (1). J'ai déjà tenté de donner les raisons probables de ce fait, assez fâcheux au point de vue pratique, mais de médiocre signification théorique.

Le métabolisme respiratoire dépend de facteurs si nombreux que les mesures, pour être comparables, doivent être faites dans des conditions exactement définies. Ces conditions expérimentales, qui déterminent dans chaque cas la signification des chiffres obtenus, peuvent être très diverses. Dans les expériences qui vont être exposées, j'ai essayé d'atteindre le métabolisme minimum des larves de *Tenebrio* en étudiant des animaux à jeun et immobiles, placés à une température déterminée. Les résultats de ces expériences permettent d'instructives comparaisons entre larves

(1) Cf. p. 201.

de taille différente et, à ce titre, ont leur place marquée dans le présent travail (1).

a) TECHNIQUE

Les mesures respiratoires ont été pratiquées à l'aide de l'appareil manométrique de Warburg (2). Le nombre d'animaux employés pour une mesure était, autant que possible, tel qu'une dénivellation de l'ordre de 10 centimètres apparût en deux heures. Des lectures répétées permettaient de s'assurer de la constance de l'intensité respiratoire au cours de la mesure. Le plus souvent, je me suis contenté de déterminer la quantité d'oxygène absorbé; dans certaines séries de mesures, j'ai déterminé, en outre, la quantité de gaz carbonique produit.

Les mouvements des animaux peuvent, dans ce cas comme dans toutes les expériences de respiration, amener des erreurs très importantes. Fort heureusement, introduites dans le récipient manométrique, les larves de *Tenebrio* s'immobilisent bientôt et restent en général tout à fait tranquilles pendant toute la mesure. Pour des raisons qui seront exposées plus loin, j'ai cependant le plus souvent laissé s'écouler deux ou trois heures avant de commencer les mesures.

b) HISTORIQUE

Les travaux consacrés à l'étude du métabolisme respiratoire sont si nombreux qu'il importe, ici plus que partout ailleurs, de limiter strictement l'historique à l'exposé des travaux concernant le problème précis auquel j'ai tenté d'apporter une contribution. Mais ce problème de la nature des relations existant entre les dimensions d'un animal et la grandeur de son métabolisme, a lui-même été l'objet de tant d'investigations qu'un exposé de ces dernières, même réduit à l'essentiel, prendrait une place disproportionnée à l'importance de ce chapitre. Des mises au point récentes, aisément accessibles, peuvent nous dispenser complètement de nous

(1) Un autre type de métabolisme respiratoire eût été intéressant à déterminer. Le carbone absorbé dans la nourriture, qui ne se retrouve ni dans le corps de la larve, ni dans les excréments, doit se retrouver dans le gaz carbonique exhalé. L'étude de la respiration des larves soumises au rationnement est donc susceptible d'apporter une vérification aux résultats obtenus dans l'étude de ce dernier. Cette vérification, bien que souhaitable, ne m'a pas paru indispensable. Comme elle nécessitait un dispositif expérimental très différent de celui dont j'ai fait usage, j'ai cru pouvoir m'en passer.

(2) Voir pour sa description et son emploi GENEVOIS (L.) (*Revue Gén. Bot.*, 1928).

embarrasser de références (1). Enfin, en ce qui concerne l'interprétation théorique des faits expérimentaux, j'ai moi-même, il y a quelques années, consacré un mémoire à ce problème (1928). Les recherches qui, postérieurement à cette date, ont porté sur la même question, n'ont, jusqu'à présent, révélé aucun fait de nature à infirmer mes conclusions premières et les ont même, en plusieurs points, vérifiées de façon satisfaisante (2). Je me permettrai de renvoyer le lecteur à ce travail, où se trouve exposée une conception biométrique des relations de la grandeur du métabolisme à la grandeur du corps.

Le métabolisme énergétique des Vertébrés homéothermes, qui a été étudié de façon particulièrement attentive, obéit à une règle connue sous le nom, assez impropre d'ailleurs, de « *loi des surfaces* » (3). Les quantités d'énergie dépensées par heure, par deux animaux adultes et normaux, d'espèces différentes mais voisines, placés à la neutralité thermique, immobiles et à jeun, sont entre elles, approximativement, comme les puissances deux tiers des poids. Cette règle tombe parfois en défaut ; mais, lorsque les conditions qui viennent d'être énoncées sont respectées, les prévisions qu'elle permet sont très généralement conformes à la réalité. Au contraire, il est exceptionnel que la loi des surfaces se vérifie dans la comparaison d'animaux de la même espèce, mais d'âge très différent. Le plus souvent, la grandeur du métabolisme est une fonction complexe du poids dont aucune expression générale ne peut être donnée ; ce n'est que pendant des durées assez courtes qu'elle reste proportionnelle à la puissance deux tiers du poids (4).

En ce qui concerne les Vertébrés inférieurs et tous les Invertébrés, il est impossible de formuler une règle générale. Dans certains groupes, la comparaison d'espèces assez proches met en évidence une proportionnalité de la grandeur du métabolisme à la puissance deux tiers du poids ; dans d'autres, le métabolisme varie comme le poids ; le plus souvent, aucune relation nette n'apparaît entre ces deux grandeurs, les chiffres expérimentaux étant trop variables et trop discordants. Les données relatives à la variation du métabolisme au cours de la croissance, peu nombreuses

(1) Une documentation extrêmement abondante a été rassemblée par KESTNER et PLAUT (1927) et par SCHULZ (1928). La question a été examinée d'un point de vue général à maintes reprises ; je citerai seulement LE BRETON et SCHAEFFER (1923) ; TERROINE (1925) ; LEHMANN (1926) ; LE BRETON (1926) ; BRODY (1930). Signalons, enfin, les recherches théoriques consacrées à ce problème par LAMBERT et TEISSIER (1927), TEISSIER (1928) et par GIAJA (1929).

(2) Cf. L'HÉRITIER et surtout KAYSER et GLINGLINGER (1930).

(3) Le terme « *loi des puissances* » serait plus correct.

(4) On trouvera, dans le mémoire déjà mentionné, une interprétation des faits que je viens de rap-peler, fondée sur la notion de « Similitude biologique » (LAMBERT et TEISSIER, 1927). KAYSER et GLINGLINGER (1930) qui ont apporté récemment des données nouvelles sur le métabolisme des jeunes Mammifères, ont adopté cette interprétation.

d'ailleurs, et généralement assez incertaines, ne permettent aucune conclusion précise (1).

La respiration des Insectes, qui doit nous intéresser particulièrement, a été l'objet de recherches très nombreuses (2), mais n'a presque jamais été étudiée du point de vue comparatif qui est le nôtre. Quelques chiffres donnés par BODINE pour un Acridien indiquent sans grande précision que le métabolisme varie plutôt comme la puissance deux tiers du poids que comme le poids lui-même. Les données les plus nombreuses se rapportent au Ver à soie, et sont dues à LUCIANI et à Lo MONACO. Les chiffres obtenus sont malheureusement assez irréguliers. Ils montrent que le métabolisme croît beaucoup moins vite que le poids, mais ne permettent pas de formuler, même grossièrement, la loi de cette croissance.

Devant cette pénurie de documents, les résultats que j'expose ci-après, quelque imparfaits qu'ils puissent être, n'apparaîtront pas inutiles.

c) RÉSULTATS DES MESURES

Le tableau XIX et le graphique 55 donnent les résultats d'une série de déterminations du métabolisme respiratoire pratiquées sur des larves

TABLEAU XIX

Poids frais (en mgr.)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² par heure)	Poids frais (en mgr.)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² par heure)	Poids frais (en mgr.)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² par heure)
1,5	0,91	17,5	7,6	59	17,5
3,2	1,62	23,0	8,5	69	22,5
5,4	3,1	30,1	10,5	120	33
14,8	6,5	34	12,1	150	40

de *Tenebrio* de tailles très diverses, immobiles, et à jeun. Les mesures de cette série ont été pratiquées à 20°⁴ ; les animaux étaient élevés à la température du laboratoire et laissés sans nourriture à cette même température, un

(1) Il n'existe d'ailleurs aucune doctrine qui permette de prévoir avec certitude la grandeur du métabolisme d'un Invertébré. La plupart des théories du métabolisme ont été faites à propos des Homéothermes et leur application aux Poikilothermes soulève de grosses difficultés. La conception biométrique que j'ai énoncée prévoit que ces animaux obéissent sous certaines réserves à la loi des surfaces, mais on verra plus loin combien il est malaisé de confirmer ou d'infirmer cette opinion.

(2) Les plus importantes de ces recherches sont résumées par KESTNER et PLAUT, et par SCHULZ.

jour pour les larves les plus petites, deux jours ou davantage pour les larves de plus grande taille, avant d'être placés dans le récipient manométrique. Les lectures ne commençaient que trois ou quatre heures plus tard.

La précision des résultats obtenus est, malgré les précautions observées, bien loin d'être parfaite. Des écarts difficilement interprétables s'observent entre des lots en apparence tout à fait semblables et ne pourraient probablement s'expliquer qu'après une étude minutieuse de la respiration des larves de *Tenebrio*, dans des conditions variées. Une telle étude ne rentre en aucune façon dans le cadre de ce travail et ne sera pas abordée ici. Cependant je donnerai, à titre documentaire et sous une forme très sommaire, quelques indications que m'ont fournies des séries de mesures dont il me paraît superflu de rapporter ici le détail.

La température à laquelle est faite l'expérience influe, comme il est naturel, sur l'intensité respiratoire. Mais, de plus, la température à laquelle l'animal a été soumis avant l'expérience a une action très manifeste. Des larves élevées à l'étuve à 25° respirent à 20° plus intensément que celles qui ont été élevées à 17°; cette différence s'atténue graduellement, mais ne disparaît qu'après un temps assez long (1).

L'état de nutrition a aussi une très grande influence sur le métabolisme respiratoire. Prises dans le mélange de farine et de son dont elles se nourrissent, des larves ont une intensité respiratoire qui peut être le double de celle qui sera déterminée un ou deux jours plus tard. Si l'on prolonge le jeûne, la respiration peut encore décroître, mais les différences deviennent bientôt d'une mesure difficile et, pratiquement, des larves ayant jeûné quelques jours, quelques semaines ou même quelques mois, donnent des chiffres assez comparables (2).

Un troisième facteur, dont l'action est tout à fait évidente, ne peut malheureusement être évalué numériquement. C'est l'activité musculaire plus ou moins grande des animaux étudiés. Toute agitation des larves augmente l'intensité respiratoire, et celle-ci ne retombe à la normale que longtemps après le retour des animaux à l'immobilité.

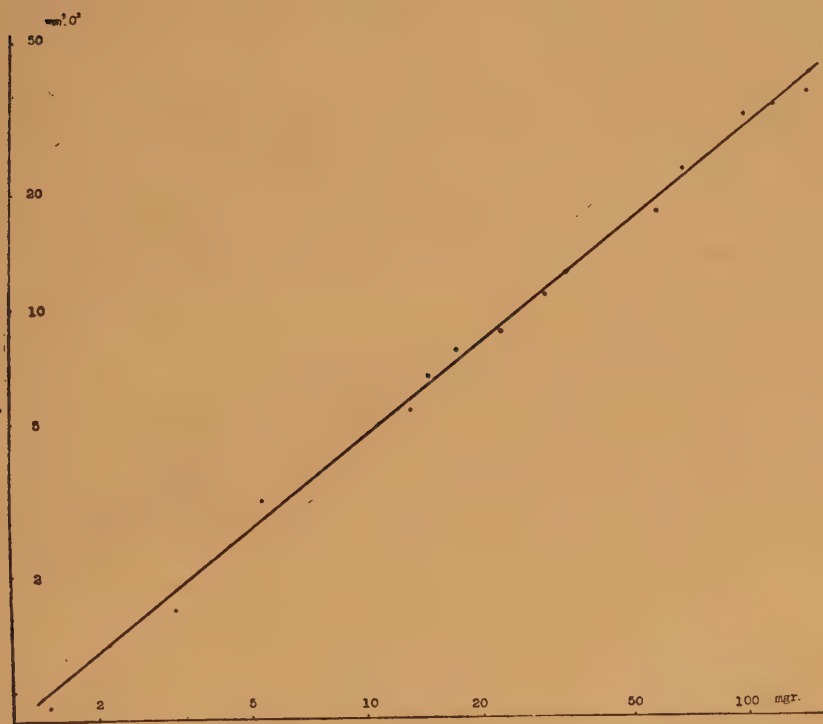
On voit, au total, que l'intensité respiratoire d'une larve de *Tenebrio* ne dépend pas seulement des conditions présentes, mais également des

(1) La respiration de la nymphe de *Tenebrio*, dont Krogh a fait une étude très précise, ne montre pas cette complication : l'intensité respiratoire suit très fidèlement et sans retard les variations de température. Les tissus de la nymphe sont donc capables de s'adapter rapidement aux nouvelles conditions thermiques. On ne voit pas de raison pour qu'il en soit autrement chez la larve. Les effets tardifs de la chaleur qui se manifestent chez cette dernière ont probablement même origine que les répercussions lointaines d'une agitation un peu vive des larves, dont nous parlerons un peu plus loin. Cette origine est, semble-t-il, moins dans la vie des tissus que dans le fonctionnement des organes, et tout particulièrement du système musculaire.

(2) Ces faits sont très semblables à ceux qui ont été observés chez la Blatte par PILEWICZOWNA (1925).

conditions antérieures. Pareil fait n'est assurément pas exceptionnel; mais, dans le cas qui nous occupe, le phénomène est si marqué qu'il apporte à une étude du genre de celle qui est poursuivie ici des difficultés très sérieuses. Les diverses précautions prises dans ce travail remédient, dans une certaine mesure, à ces inconvénients, mais n'ont pas réussi à les supprimer (1).

GRAPHIQUE 55



Métabolisme minimum de *Tenebrio molitor*

En fonction du poids frais. Coordonnées logarithmiques.

La preuve en est que, sans qu'il m'ait été possible d'en démêler la raison, des déterminations pratiquées à deux mois de distance sur des animaux provenant d'un même élevage m'ont donné des résultats assez différents. Au contraire, les résultats des mesures pratiquées à quelques jours d'intervalle se sont toujours montrés relativement cohérents.

(1) La cause d'erreur la plus grave, celle qui introduit dans les résultats les irrégularités les plus fortes, est dans le mouvement des larves. C'est pour cette raison que les mesures portant sur les nymphes sont toujours beaucoup plus précises que celles qui portent sur des larves ou des adultes.

Les chiffres du tableau XIX sont relatifs à une de ces séries de mesures. Ils suffisent à déterminer la loi de variation de l'intensité respiratoire en fonction de la taille, représentée sur le graphique logarithmique 55 par une droite de pente 0,8 ou environ.

La loi de variation du métabolisme énergétique se déduit immédiatement de la précédente : le quotient respiratoire étant, quelle que soit la taille des larves, compris entre 0,75 et 0,80, il suffira de multiplier par 0,11 le nombre de millimètres cubes d'oxygène consommé par individu et par heure pour obtenir, évalué en petites calories par 24 heures, le métabolisme d'une larve immobile, à jeun, à 20°.

Le métabolisme minimum des larves de *Tenebrio* à 20° croît donc plus vite que la surface et moins vite que le poids, la loi de croissance étant presque exactement intermédiaire entre la proportionnalité au poids et la proportionnalité à la surface (1).

Ce résultat suscite quelques réflexions que l'on trouvera plus loin. Auparavant, il convient d'étudier rapidement un second type de métabolisme.

II. — Métabolisme normal et Métabolisme d'entretien

Lorsqu'un animal est placé à une température constante, dans un milieu nutritif déterminé, qu'il se meut et se nourrit à sa guise, et que sa croissance se poursuit de façon régulière, la quantité d'énergie qu'il emprunte à ses aliments se place à un niveau qui dépend à la fois de sa taille et de l'intensité de sa croissance. Dans l'étude des rendements qui vient d'être faite, nous nous sommes efforcés de décomposer cette dépense en ses principaux éléments. Ici, au contraire, nous nous proposons d'évaluer la dépense globale et d'en suivre les variations au cours de la croissance.

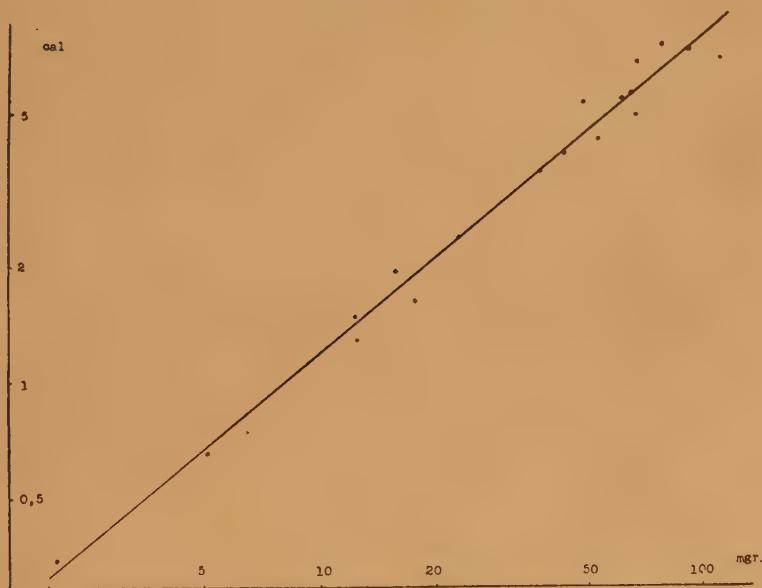
Le métabolisme total de la larve placée dans ses conditions de vie habituelles, que nous pouvons nommer métabolisme normal, représente, au même titre que le métabolisme minimum que nous venons d'étudier, une caractéristique physiologique essentielle de l'animal. Caractéristique assurément complexe, mais qui, tout autant que d'autres un peu plus simples, permet entre animaux de taille différente de fructueuses comparaisons. Il était d'autant plus indiqué de faire pour le métabolisme normal ce que nous avons fait pour le métabolisme minimum, que nous avons déterminé toutes les données nécessaires en rassemblant les éléments du calcul des divers rendements. C'est, en effet, à la calorimétrie alimentaire

(1) 0,80 est très proche de la moyenne géométrique, 0,82 des puissances 1 et 2/3 du poids. Le métabolisme minimum présente ainsi une dysharmonie égale en grandeur, qu'on le rapporte au poids ou à la surface.

qu'il convient de s'adresser pour une détermination du métabolisme normal tel que nous l'avons défini. Il s'évaluera en calories par jour, à partir du poids d'aliments consommés quotidiennement. Les données requises se trouvent dans les tableaux XV et XVII précédemment donnés. Deux régimes inégalement favorables à la croissance ayant été expérimentés, deux métabolismes normaux peuvent être calculés.

a) *Métabolisme normal de larves nourries de farine.* — Lorsque les larves

GRAPHIQUE 56



Métabolisme normal de *Tenebrio molitor*

Larves nourries de froment. En fonction du poids frais. Coordonnées logarithmiques.

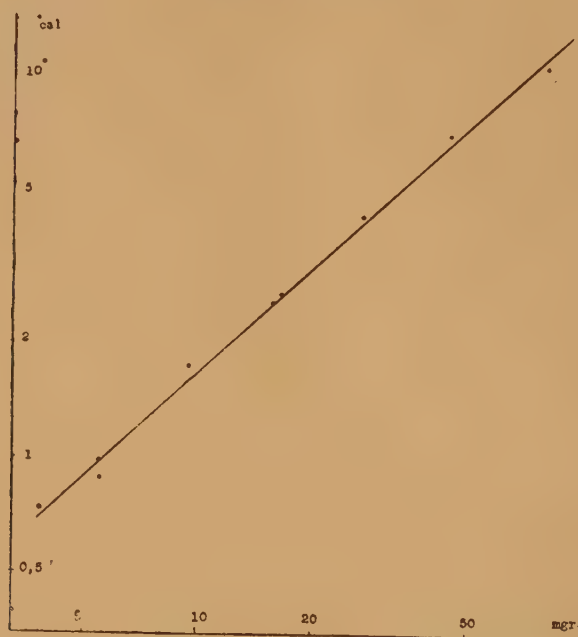
sont nourries de farine de froment pure, nous savons que la croissance est très lente et présente de grandes irrégularités. Il n'est pas étonnant, dans ces conditions, que le métabolisme normal se montre lui-même très variable. Parmi les animaux dont les caractéristiques ont été consignées dans le tableau XV, ne pourront être comparés que ceux dont la croissance ne s'écarte pas trop de la croissance moyenne des animaux soumis à ce régime.

En procédant ainsi, on peut constater que le métabolisme normal des larves nourries à la farine croît en moyenne un peu plus vite que le métabolisme minimum. On peut admettre de façon grossièrement approxima-

tive qu'il croît comme la puissance 0,9 du poids, ce chiffre étant donné à titre de simple indication (1) (graphique 56).

b) *Métabolisme normal de larves nourries de farine lactée.* — Le choix qu'il a fallu faire, parmi les larves nourries de farine pure, d'individus moyens qui seuls ont servi à la construction de la courbe précédente,

GRAPHIQUE 57



Métabolisme normal de *Tenebrio molitor*

Larves nourries de farine lactée. En fonction du poids frais.
Coordonnées logarithmiques.

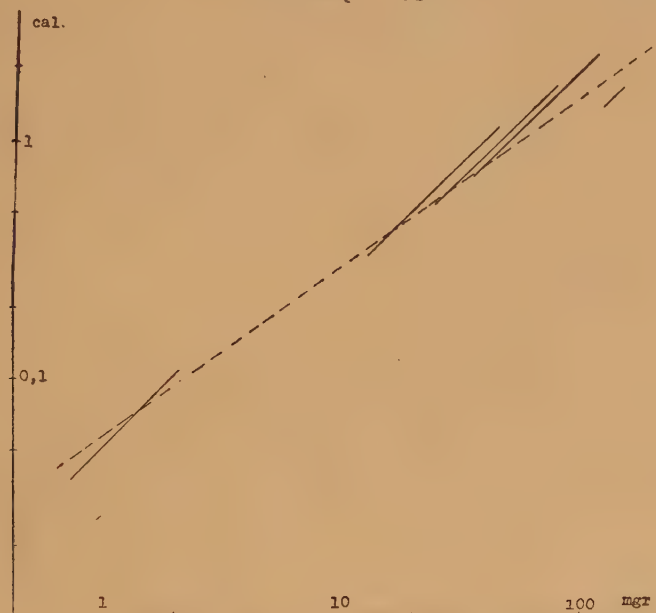
risque, malgré les précautions dont on peut l'entourer, d'être quelque peu arbitraire. Fort heureusement, dans notre deuxième série d'expériences, les résultats sont très nets. Lorsque les larves sont nourries de farine lactée, la croissance se poursuit, en effet, de façon régulière et, corrélativement, le métabolisme normal est bien défini. Il croît plus vite que le métabolisme

(1) Il est en moyenne deux fois plus élevé que le métabolisme minimum. Mais cette comparaison, indiquée à titre documentaire, n'a pas grand sens, le métabolisme minimum ayant été déterminé à 20°,4 et le métabolisme normal aux environs de 17°. On peut admettre que le métabolisme minimum à 17° est d'environ 30 pour 100 plus faible qu'à 20°. Le rapport du métabolisme normal au métabolisme minimum devient donc égal à 3. Mais il ne s'agit là que d'une indication.

minimum, un peu moins vite que le poids et, assez sensiblement, comme la puissance 0,95 de ce dernier (graphique 57).

La connaissance du métabolisme d'entretien compléterait de façon heureuse les données qui précèdent. Les données nécessaires ont été rassemblées dans le tableau XVI construit à l'occasion du calcul des divers

GRAPHIQUE 58



Métabolisme d'entretien de *Tenebrio molitor*

En fonction du poids frais. Coordonnées logarithmiques.

rendements. Malheureusement nous avons vu, et il est inutile d'y revenir ici, que, pour diverses raisons, l'énergie d'entretien ne peut être connue qu'avec une approximation très grossière. J'ai néanmoins construit, d'un point de vue documentaire, le graphique 58. On voit que le métabolisme d'entretien croît beaucoup moins vite que le poids et plus lentement même que le métabolisme minimum. La droite qui le représente sur le graphique, et qui est d'ailleurs très mal définie, a pour caractéristique $\alpha = 0,7$.

III. — Métabolisme et taille

L'historique très sommaire que j'ai donné tout à l'heure, a montré combien étaient encore obscures les relations qui unissent la grandeur du

métabolisme à la taille des Invertébrés, et celles qui lient, chez tous les animaux, métabolisme et croissance. Dans le cas que nous venons d'étudier et où il s'agit d'un Invertébré en croissance, presque rien ne pourra nous guider pour donner, des résultats qui viennent d'être énoncés, une interprétation correcte. Aussi ne dirons-nous que fort peu de chose du métabolisme normal et du métabolisme d'entretien, et nous attacherons-nous surtout au métabolisme minimum, plus simple et mieux défini. Mais, même dans ce cas, il est bien difficile d'interpréter convenablement les faits expérimentaux.

Lorsque la larve croît, sa composition chimique change. Il est à peu près certain que ces changements dans les proportions relatives des divers constituants influent en quelque manière sur la grandeur du métabolisme. Mais nous sommes également en droit de penser qu'un simple accroissement de taille, quand bien même il se ferait à composition constante, peut apporter de notables modifications à la grandeur du métabolisme de l'unité de poids. J'ai étudié ailleurs (1) les répercussions sur le métabolisme d'une croissance strictement harmonique et montré que dans ce cas, si les conditions intrinsèques et extrinsèques de la similitude biologique sont exactement observées, la loi des surfaces doit être vérifiée. L'application aux Invertébrés et aux Vertébrés inférieurs de cette conception ne se heurte à aucune difficulté de principe, mais il est très malaisé de définir les conditions expérimentales qui placent les animaux étudiés dans des états exactement homologues. Les conditions dans lesquelles je me suis efforcé de placer les larves de *Tenebrio* ne nous garantissent pas, malgré les apparences, une exacte homologie. Les larves sont placées à la même température, 20°4, quelle que soit leur taille et il pourrait paraître que ces conditions semblables dussent avoir des effets semblables sur tous les animaux étudiés. Cette conclusion, qui serait fausse pour les homéothermes dont le point de neutralité thermique varie avec la taille, ne l'est probablement pas moins, malgré l'opinion courante, pour les Invertébrés. Suivant la taille, l'optimum thermique de la croissance est très notablement différent ; élevé pour les larves de *Tenebrio* jeunes, il est plus bas de quelques degrés pour les larves âgées. Une même température physique est, suivant les cas, diversement éloignée de cet optimum et ne peut avoir exactement la même signification biologique. Dans nos expériences, les larves âgées se trouvent ainsi, en quelque sorte, placées, dans l'échelle thermique qui leur est naturelle, à une température biologique plus élevée que leurs cadettes (2).

(1) Cf. G. TEISSIER, *La grandeur du métabolisme en fonction de la taille* (1928).

(2) Cette façon de se représenter les températures homologues pour un Poïkilotherme revient, en somme, à prendre pour zéro l'optimum thermique de la croissance, qui correspondra jusqu'à un certain point à la neutralité thermique des Homéothermes. De même, les intervalles ne devraient pas

Nous ne pouvons donc pas tirer de ces mesures des conclusions relatives à la grandeur du métabolisme d'animaux de tailles diverses, placés dans des conditions exactement homologues. Pour la même raison et aussi parce que nous manquons de termes de comparaison, il n'est guère possible de rattacher les variations du métabolisme aux variations de composition chimique des larves. Cependant, certains rapprochements sont tentants : nous avons vu que certains constituants biochimiques importants, qui, par leur nature, peuvent jusqu'à un certain point être considérés comme représentant le protoplasme, présentent par rapport au poids total des dysharmonies assez proches les unes des autres et assez voisines de 0,8. Nous ne pouvons manquer de remarquer que c'est encore ce chiffre que nous rencontrons dans cette étude du métabolisme respiratoire. Je ne crois pas, malgré tout, qu'il y ait là une relation causale, qui viendrait à l'appui de la notion de masse active. Les faits relatifs au déplacement de l'optimum thermique que j'ai rapportés plus haut m'inclinent à penser qu'il n'y a là qu'un rapprochement fortuit ; mais la question n'est pas facile à trancher.

RÉSUMÉ

Des expériences de rationnement portant sur les larves de *Tenebrio molitor* m'ont permis de déterminer séparément, aux différents stades de la croissance, le rendement matériel, le rendement énergétique apparent et le rendement énergétique réel ; enfin, à un moindre degré de certitude, le rendement des synthèses.

Deux séries de mesures ont été faites : la première portait sur des larves nourries de farine de froment ; la deuxième, sur des larves nourries de farine lactée. La détermination de la quantité de farine consommée et de l'accroissement du poids des larves permet, si l'on a mesuré par ailleurs la chaleur de combustion de ces larves et de leurs aliments, de calculer les rendements matériel et énergétique apparents.

D'autre part, la croissance des larves soumises exclusivement à l'un ou l'autre de ces régimes, assez rapide au début d'une expérience, se

être mesurés en degrés, mais en fractions déterminées de l'intervalle de température compatible avec un développement normal. L'abaissement de l'optimum thermique, au cours de la croissance, semble assez général chez les Invertébrés et en tous cas chez les Insectes. Il a été signalé chez le *Tenebrio* par ARENSEN HEIM, et je l'ai vérifié moi-même. Il en est de même pour les *Galleria* où les larves volumineuses résistent infiniment moins que les larves plus petites à une élévation graduelle de la température. Ce déplacement de l'optimum a des conséquences importantes : deux courbes de croissance d'une même espèce animale, construites à deux températures différentes, ne peuvent se déduire l'une de l'autre par des transformations simples (CROZIER) ; la taille d'un Invertébré adulte sera en général d'autant moindre qu'il aura été élevé à une température plus haute.

ralentit fortement si on la prolonge trop longtemps. Ce phénomène, qui témoigne d'une insuffisance des aliments employés en un ou plusieurs éléments utiles à la croissance, permet en revanche, en comparant les rendements apparents au début et à la fin d'une même expérience, de calculer séparément le coût de l'entretien et le coût de la croissance.

Les deux sortes de farine étant très inégalement riches en graisses, la comparaison des rendements apparent et réel de la croissance déterminés dans les deux séries d'expériences, permet de calculer approximativement le rendement réel de la synthèse des lipides.

Le nombre de calories donné par la combustion d'une larve augmente plus vite que son poids frais et même que son poids sec.

Les larves nourries de farine de froment pure ont montré un rendement matériel égal à 0,18, un rendement énergétique apparent égal à 0,26, un rendement énergétique réel égal à 0,40.

Pour les larves nourries de farine lactée, les chiffres correspondants sont plus élevés : le rendement matériel est égal à 0,22, le rendement énergétique apparent à 0,32, le rendement énergétique réel à 0,46.

La comparaison des deux séries d'expériences permet d'attribuer à la synthèse des graisses un rendement d'environ 0,19.

Les divers rendements, s'opposant à toutes les autres caractéristiques rencontrées jusqu'à présent, sont indépendants de la taille de la larve et conservent à la fin de la croissance la valeur qu'ils avaient à son début.

Le métabolisme minimum a été déterminé par calorimétrie respiratoire. La lenteur extrême avec laquelle l'intensité respiratoire s'adapte aux conditions requises pour les mesures ne permet malheureusement pas de l'obtenir avec une bien grande précision. On constate néanmoins qu'il dépend de la taille de la larve et qu'il est d'autant plus élevé que la larve est plus petite. Il croît plus vite que la surface et moins vite que le poids de la larve. Le métabolisme normal, mesuré par calorimétrie alimentaire, croît presque aussi vite que le poids. L'optimum thermique des larves variant avec leur taille, celles-ci ne se trouvent pas dans des conditions homologues lorsqu'elles sont soumises à la même température, et on ne peut rien conclure des faits observés, touchant l'application de la loi des surfaces aux Poïkilothermes.

RESUMÉ ET CONCLUSIONS

Les recherches sur la croissance des Insectes dont nous venons d'achever l'exposé apportent des résultats assez variés. Ceux-ci, examinés avec les détails nécessaires dans les quatre chapitres qui constituent ce mémoire, ont été résumés en temps voulu (1). Il me paraît cependant utile, au terme de ce travail, de reprendre rapidement, sans plus m'embarrasser des faits secondaires, et sous une forme moins strictement analytique, l'exposé des faits et des interprétations les plus notables. Chacun des chapitres de cette étude correspondant à une préoccupation distincte, nous devons, ici encore, examiner séparément les résultats établis dans chacun d'eux.

I. — Il convenait, en premier lieu, de déterminer, avec une précision suffisante les règles auxquelles obéissent la croissance en poids et la croissance en longueur des Insectes. J'ai étudié dans ce but plusieurs espèces, différentes à la fois par leur position systématique, par le développement de leur squelette chitineux et par leur éthologie.

De prime abord, les faits semblent, en effet, varier beaucoup d'une espèce à l'autre. Les plus typiques s'observent chez les Insectes sans métamorphose, à téguments rigides, dont le Dixippe et la Notonecte sont de bons exemples. Dans ce cas, la croissance linéaire est essentiellement discontinue, la longueur restant constante dans l'intervalle de deux mues et augmentant du tiers ou du quart de sa valeur à chacune de ces dernières. Par contre, chez les larves à téguments mous de certains Holométales, *Galleria* ou *Chaoborus* par exemple, la croissance en longueur semble être continue. Mais en regardant les choses de plus près, on constate que, dans toutes les espèces, certaines pièces importantes du squelette ne s'accroissent qu'au moment des mues. Dans tous les cas, par conséquent, la mue apparaît indispensable à une croissance de quelque importance.

La croissance pondérale a, au contraire, une allure semblable chez tous les Insectes aériens étudiés. Rapidement ascendante entre deux mues, la courbe de croissance présente à chacune de ces dernières un palier ou une chute plus ou moins accusée. Le poids de l'exuvie abandonnée est souvent proportionnel au poids de la larve, mais peut aussi croître moins vite que celui-ci. La croissance pondérale des Insectes aquatiques présente une

(1) Cf. p. 84, 132, 193 et 225

complication singulière, sans grande importance générale : le poids frais de la larve augmente brusquement à chaque mue, par suite d'une absorption d'eau corrélative de l'accroissement brusque de volume qui se fait à ce même moment.

Dans un développement normal, la croissance suit une marche précise, qui implique l'existence d'une relation définie entre croissance en poids et croissance en longueur, et l'intervention de la mue à des stades fixes. Expérimentalement, il est possible, en agissant sur la nutrition, de troubler cet équilibre : la croissance en longueur peut continuer tandis que la croissance pondérale est arrêtée. D'autre part, les larves de *Tenebrio molitor*, mal nourries, peuvent cesser de croître en longueur et diminuer de poids, sans pour cela cesser de muer.

Les faits établis au cours de cette étude autorisent deux conclusions. La mue qui, dans certains cas, peut se produire chez des Insectes ayant cessé de croître, règle cependant la croissance normale de ces animaux. Les possibilités d'accroissement en longueur et en poids dans l'intervalle de deux mues sont toujours limitées de façon assez étroite, et une croissance de grande amplitude nécessite l'intervention répétée du phénomène de la mue. En second lieu, on peut constater que, si les courbes de croissance linéaire des Insectes sont très différentes de celles qu'on rencontre dans d'autres groupes, les courbes de croissance pondérale n'ont, au contraire, rien d'original. On retrouve en effet, dans celles-ci, des cycles de croissance tout semblables à ceux que l'on a réussi à déceler dans la croissance des Vertébrés.

II. — En même temps qu'un Arthropode augmente de dimensions, sa forme et sa structure se modifient. Ces changements sont d'ailleurs d'importance très inégale. Certains d'entre eux, que l'on n'observe que dans quelques espèces ou dans quelques groupes, affectent plus ou moins profondément la morphologie externe de l'animal. C'est ainsi que chez le Dixippe la tête croît moins vite que le reste du corps, ou que chez plusieurs Brachyures les yeux sont proportionnellement d'autant plus rapprochés que l'animal est plus grand. D'autres changements, que leur généralité rend plus importants, n'apparaissent qu'à un examen plus précis. La structure de l'œil composé des Insectes ou des Brachyures se modifie pendant la croissance, les dimensions des ommatidies augmentant en même temps que leur nombre. D'autre part, les ganglions nerveux croissent moins vite que le corps tout entier. Des mesures précises permettent de constater que tous ces changements obéissent à des règles communes et que, dans tous les cas, la grandeur y de l'organe étudié est liée à celle du corps tout

entier, x , par une relation du type $y = Kx^\alpha$, où K et α sont des paramètres dépendant à la fois de l'organe et de l'espèce considérés.

Cette fonction, qui traduit de façon très suffisamment exacte tous les faits que nous avons rencontrés, a été souvent employée dans ces dernières années pour exprimer la *dysharmonie* des variants sexuels des Arthropodes. J'ai d'ailleurs vérifié, sur un exemple classique, celui du Lucane, le bien-fondé de son emploi. Elle a servi, d'autre part, il y a longtemps déjà, à exprimer la relation qui unit le poids du cerveau à celui du corps tout entier chez des Mammifères d'espèces voisines et de taille différente. Les faits qui précèdent, joints aux résultats de l'examen critique des données antérieurement acquises, montrent la généralité de cette *loi de dysharmonie*. Elle traduit correctement des faits assez nombreux pour qu'il soit légitime d'y voir, dès maintenant, une des lois les plus générales de la croissance des organes.

III. — La composition chimique des larves de *Tenebrio molitor* change au cours de la croissance d'une façon très lente et très régulière, et obéit à des lois d'une remarquable simplicité. Le poids d'un quelconque des treize constituants ou groupes de constituants étudiés est uni, en effet, au poids total par une relation semblable à celle que nous avons rencontrée dans l'étude de la croissance des organes, chacun des constituants étant dysharmonique par rapport aux autres. Lorsque la larve grandit, les teneurs en graisses, en phosphore, en carbone, en substances sèches totales ou dégraissées et en azote protéique augmentent, tandis qu'au contraire les teneurs en eau, azote total, extractifs, azote non protéique, phosphore lipidique, phosphore nucléaire et cendres, diminuent.

L'allure de la croissance de chacun de ces constituants semble en rapport avec son rôle physiologique. On peut, en effet, interpréter l'ensemble des faits observés en admettant que les changements de composition chimique qui s'observent au cours de la vie larvaire du *Tenebrio* sont dus à l'accumulation progressive de réserves hydrocarbonées et protéiques, qui seront utilisées en grande partie pendant la métamorphose et qui, aux approches de celle-ci, représentent une fraction très notable du poids sec. Ceux des constituants qui sont indépendants de ces réserves restent, au contraire, sensiblement en équilibre les uns par rapport aux autres.

Jusqu'à la dernière mue, la croissance biochimique des larves de *Galleria mellonella* obéit à des règles semblables à celles que nous avons reconnues en étudiant le *Tenebrio molitor*. Mais lorsque cette dernière mue a eu lieu, il se produit une sorte de crise qui, en peu de temps, amène un changement considérable dans l'équilibre des divers constituants. Pendant cette crise,

la composition chimique peut être considérée comme indéterminée, en ce sens que deux larves de même poids peuvent avoir des compositions chimiques très différentes. La crise passée, les divers constituants des larves suivent à nouveau des lois de dysharmonie banales. La courbe de croissance de chacun des constituants est formée de deux arcs réguliers, qu'il est impossible de raccorder et que sépare une zone où la composition chimique n'est plus fonction du poids.

De notre étude se dégagent au total deux faits essentiels. Les changements biochimiques réguliers et lents, qui accompagnent la croissance des deux espèces étudiées, obéissent à des lois très exactement définies, ayant toutes la même forme analytique simple. La notion de *dysharmonie biochimique* matérialise cette constatation. D'autre part, chez *Galleria*, des changements de très grande amplitude viennent interrompre brusquement le cours régulier de la croissance des divers constituants (1), et introduisent ainsi dans cette dernière une *période de discontinuité et d'indétermination*. Il est très digne de remarque que le seul changement rapide que nous ayons rencontré semble obéir à des lois toutes différentes de celles qui régissent les modifications progressives dont nous avons étudié tant d'exemples morphologiques et chimiques.

Les résultats de cette étude chimique de *Tenebrio* et de *Galleria* ne sont directement comparables à aucun des faits acquis sur d'autres formes. Presque toutes les données biochimiques sur la croissance, que l'on possède actuellement, se rapportent, en effet, à des ontogénèses infiniment plus complexes que celles que nous venons d'étudier. Il semble cependant qu'on puisse, dans les courbes très diverses qui traduisent la croissance biochimique des Vertébrés, retrouver des éléments de courbes simples, semblables à ceux qui traduisent si exactement la croissance de la larve de *Tenebrio*. Il est donc légitime de penser que les lois auxquelles obéissent les deux espèces que nous avons étudiées ont un certain caractère de généralité, que leur simplicité rendait d'ailleurs très vraisemblable.

IV. — Des faits acquis dans l'étude des dysharmonies et dans celle de la biochimie résulte qu'au cours de la vie larvaire, la forme, la structure et la composition chimique varient constamment et que jamais une larve n'est exactement semblable à une larve plus jeune. J'ai pu montrer, dans le dernier chapitre de ce travail, que le métabolisme minimum et le métabolisme normal de la larve de *Tenebrio* variaient également de façon régulière avec la taille.

(1) Il en est de même chez le *Tenebrio* pour un constituant, le phosphore total.

A ces changements progressifs semble s'opposer la constance des divers rendements de la croissance. En déterminant séparément, chez la larve de *Tenebrio* soumise à deux régimes différents, le rendement énergétique et le rendement matériel apparents, le rendement énergétique et le rendement matériel réels, et enfin le rendement de la synthèse des graisses, on obtient des nombres indépendants du poids des larves mais qui varient avec le régime adopté. Ainsi, dans des organismes qui ne diffèrent pas seulement par leur taille, mais aussi par leur chimisme et par leur organisation, chez qui la croissance peut être encore proche de son début ou toucher, au contraire, à sa fin, les rendements conservent des valeurs identiques, seules caractéristiques fixes dans une évolution continue.

L'étude dont je viens de rappeler les traits essentiels résulte de l'application à un même matériel de techniques empruntées à des disciplines diverses. Il m'a semblé, en effet, que l'état encore rudimentaire de nos connaissances des phénomènes généraux de la croissance des Invertébrés demandait qu'une étude du genre de celle que je poursuivais fût conçue sur un plan assez large. Si j'ai dû laisser de côté presque tout ce qui touche aux processus intimes et aux mécanismes des phénomènes, je me suis efforcé de décrire de façon quantitative les principaux aspects de la croissance.

Les faits acquis autorisent, outre les conclusions particulières à chacun des points de vue où je me suis successivement placé, des réflexions plus générales qu'il me paraît inutile de développer très longuement, mais qu'il importe cependant d'indiquer.

Je pense avoir réussi à montrer qu'une description quantitative, très simple et en même temps suffisamment précise, peut être donnée de la croissance des divers organes et des divers constituants du corps d'un Insecte. Cette simplicité de la croissance des Insectes me paraît, à elle seule, représenter un des résultats les plus notables de ce travail. Elle contraste, en effet, singulièrement avec la complexité de la croissance des animaux supérieurs, dont les modalités très diverses rendent l'analyse extrêmement difficile. Dans ces conditions, si l'on admet qu'il existe des règles générales de la croissance, il est naturel de penser qu'elles apparaîtront de façon particulièrement nette dans l'étude des Insectes.

Il se trouve, nous le savons bien maintenant, qu'un même mode de description permet de traduire avec exactitude, à la fois la croissance des organes et celle des constituants biochimiques. La loi de dysharmonie apparaît ainsi comme une des règles les plus importantes de la croissance des Insectes, et se justifie d'ailleurs de façon très suffisante par la simplicité

de cette dernière. Il est légitime d'essayer de décrire les croissances plus complexes, que l'on rencontre parfois chez les Insectes et presque toujours chez les Vertébrés, en usant des procédés qui se montrent si efficaces dans les cas les plus simples. Dans la mesure où les données actuellement acquises permettent de tenter cette analyse, celle-ci se montre capable de donner des faits observés une interprétation satisfaisante et commode.

Nous savons, d'autre part, qu'en décomposant les courbes de croissance pondérale des animaux les plus variés, on retrouve toujours, sous des aspects très variables, les mêmes éléments simples, agencés suivant les mêmes règles. Le phénomène de la mue, qui impose à l'accroissement en longueur d'un Arthropode une allure si particulière, n'introduit dans son accroissement en poids aucune singularité et se contente de marquer, avec une grande évidence, des accidents qui se retrouvent tout semblables dans d'autres groupes.

Cette répétition d'une même constatation nous incite à croire que les processus de la croissance, malgré la complexité et la diversité de leurs manifestations dans les différents groupes animaux reconnaissent tous les mêmes lois assez simples.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1929. ALPATOV (W. W.). Growth and variation of the larvae of *Drosophila melanogaster*. (*Journ. Exp. Zool.*, t. LII, p. 407.)
1927. ARON (H.) UND GRALKA. Allgemeine biochemische Grundlage der Ernährung (in Oppenheimer *Handbuch der Biochemie*, t. VI).
1927. ARON (H.). Biochemie des Wachstums des Menschen und der höheren Tiere (in Oppenheimer *Handbuch der Biochemie*, t. VII).
1907. BACHMETJEV (P.). Experimentelle entomologische Studien, t. I. (*Sofia*.)
1930. BÈLEHRADEK (J.) and HUXLEY (J. S.). The rate of eye-growth and its variation in *Gammarus chevreuxi*. (*Journ. exp. Biol.*, t. VII, p. 37.)
1927. BODENHEIMER (F. S.). Über Regelmässigkeiten in dem Wachstum von Insekten. — I. Das Längenwachstum. (*Deutsche Ent. Ztschr.*, p. 33.)
1921. BODINE (J. H.). Factors influencing the water content and rate of metabolism of certain Orthoptera. (*Journ. Exp. Zool.*, t. XXXII, p. 137.)
1929. BONNET (P.). Les araignées exotiques en Europe II. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. LIV, p. 501.)
1919. BOUNOURE (L.). Aliments, chitine et tube digestif chez les Coléoptères. (*Coll. Morph. Dynamique*, t. V, Paris.)
1926. BRODY (S.). Growth and Development. — I. Quantitative data. (*Univ. Missouri Agricult. Experim. Station. Bull.*, 96.)
1926. BRODY (S.). Growth and Development. — II. A new Method for Measuring Surface Area and its Utilisation to Determine the Relation between Growth in Surface Area and Growth in Weight on Skeletal Growth in Dairy Cattle. (*Ibid. Bull.*, 89.)
1927. BRODY (S.). Growth and Development. — III. Growth Rates, their Evaluation and Significance (*Ibid. Bull.*, 97.)
1927. BRODY (S.). Time relation of Growth. — III. Growth Constante during the Self-Accelerating Phase of Growth. (*Journ. Gen. Phys.*, t. X, p. 637.)
1927. BRODY (S.). Growth and Development. IV. Growth Rates during the Self-Accelerating Phase of Growth. (*Univ. Missouri Agr. Exper. Stat. Bull.*, 98.)
1927. BRODY (S.). Growth and Development. — VI. Growth Rates during the Self-Inhibiting Phase of Growth. (*Ibid. Bull.*, 101.)
1927. BRODY (S.). Growth and Development. — VIII. Relation between Weight Growth and Linear Growth with Special Reference to Dairy Cattle. (*Ibid., Bull.*, 103.)
1930. BRODY (S.). Growth and Development. — XV. Energy and Nitrogen Metabolism during the first Year of Post-Natal Life (*Ibid., Bull.*, 143.)
1887. BROOKS (W. K.). Stomatopoda in the Voyage of H. M. S. Challenger, (*Zoology*, XVI).
1927. BROWN (L. A.). On the nature of the equation for Growth processes, (*Journ. of Gen. Phys.*, t. XI, p. 37.)

1923. BLUNCK (H.). Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. von Ei bis zum Imago. (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, t. LXXI, p. 171.)
1916. BUSACCA. Studi sulla curva di accrescimento delle cellule nervose dei gangli spinali di Mammiferi. (*Giorn. della R. Acad. di med. di Torino*, t. LXXXIII.)
1928. CAHN (Th.) et BONOT (A.). Recherches sur les variations des équilibres des constituants cellulaires. — I. Variations au cours du développement embryonnaire. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. IV, p. 399 et 435.)
1929. CALVERT (Ph. P.). Different rates of growth among animals with special reference to the Odonata. (*Proc. amer. Philos. Societ.*, t. LXVIII, p. 227.)
1924. CHAMPY (Chr.). Sexualité et hormones. (*Paris*.)
1929. CHAMPY (Chr.). La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires, son importance biologique; applications pratiques de ses lois. (*Ann. Sc. Nat.* [10], t. XII, p. 193.)
1924. DONALDSON (H.). The Rat. (*Memoirs Wistar Inst. of Anat. and Biol.*)
1897. DUBOIS (E.). Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les Mammifères. (*Bull. Soc. Anth. Paris* [4], t. VIII, p. 337.)
1918. DUBOIS (E.). On the relation between the quantity of the Brain, the Neurone and its parts, and the Size of the Body. (*Proc. Acad. of the Sc. of Amsterdam*, t. XX.)
1890. DYAR (H. G.). The number of Moults of Lepidopterous Larvae. (*Psyche*, t. V, p. 420.)
1924. EIDMANN (H.). Untersuchungen über den Mechanismus der Häutung bei den Insekten. (*Arch. f. Microsc. Anat.*, t. LII, p. 27.)
1924. EIDMANN (H.). Untersuchungen über Wachstum und Häutung der Insekten. (*Verh. Deutsch. Zool. Gesel.*, t. XXIX, p. 124.)
1924. EIDMANN (H.). Untersuchungen über Wachstum und Häutung der Insekten. (*Zeitschr. Morph. u. Oekol. der Tiere*, t. II, p. 566.)
1903. FARKAS (K.). Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung in Ei und während der Metamorphose. (*Pflügers Archiv.*, t. XCVIII, p. 490.)
1925. FAURÉ-FRÉMIER (E.). La Cinétique du Développement (*Paris*.)
1923. FAURÉ-FRÉMIET (E.) et DRAGOIU (J.). Le développement du poumon fœtal chez le Mouton. (*Arch. Anat. Micr.*, t. XIX, p. 411.)
1920. FISCHER (E.). Die Häutungszahl der *Argynnis*-Raupen und die Körpermasse des verschiedenen Stadien als ein Ausdruck der Fibonacci-Reihe. (*Entom. Zeitschr. Frankfurt*, t. XXXIV, p. 1.)
1928. FRIZA (Fr.). Zur Frage der Färbung und Zeichnung des Facettierte Insektenauges. (*Z. Verg. Physiol.*, t. VIII, p. 289.)
1928. GIAJA (J.). Le métabolisme de base et l'homéothermie. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. IV, p. 905.)
1929. GLINGLINGER (A.) et KAYSER (Ch.). Établissement de la thermo-régulation chez les Homéothermes au cours du développement. (*Ann. Phys. et Phys.-Chim. Biol.*, t. V, p. 710.)
1907. HERMS. An Ecological and Experimental Study of Sarcophagidae with Relation to Lake Beach Debris. (*Journ. exp. Zool.*, t. IV, p. 45.)
1928. HERSH (A. H.). Organic correlation and its modification in the bar series of *Drosophila*. (*Journ. exp. Zool.*, t. L, p. 239.)

1924. HUXLEY (J. S.). The variation in the width of the abdomen in immature fiddler Crab considered in relation to its relative growth-rate. (*Amer. Natur.*, t. L, p. 468.)
1924. HUXLEY (J. S.). Constant differential growth rate and their signification. (*Nature*, t. CXIV, p. 895.)
1927. HUXLEY (J. S.). Further work on heterogonic growth. (*Biol. Zentr.*, t. XLVII, p. 151.)
1884. KELLNER (O.). Chemische Untersuchungen über die Entwicklung und Ernährung des Seidenspinners. (*Landwirtsch. Versuchstat.*, t. XXX, p. 59.)
1916. KEMNITZ (V.). Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*. (*Zeitschr. f. Biol.*, t. LXVII, p. 129.)
1926. KESTNER (O.) und PLAUT (R.). Physiologie des Stoffwechsels (in Winterstein *Handbuch der Vergleichende Physiologie*, t. III.)
1909. KOLLMANN (M.). Notes sur les réserves albuminoïdes des Insectes et des Annelides. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. XXXIV, p. 149.)
1920. KRAFKA (J.). The effect of temperature upon facet number of *Drosophila* (*Journ. Gen. Phys.*, t. II).
1914. KROGH (A.). On the rate of development and CO² production of Chrysalides of *Tenebrio molitor*. (*Zeitschr. f. allg. Physiol.*, t. XVI, p. 491.)
1927. LAMBERT (R.) et TEISSIER (G.). Théorie de la similitude biologique. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. III, p. 212.)
1929. L'HÉRITIER (Ph.). Contribution à l'étude de la croissance et du métabolisme de la Souris. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. V, p. 1.)
1928. L'HÉRITIER (Ph.) et TEISSIER (G.). Les courbes de croissance des Méta-zoaires et leur analyse. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. C, p. 235.)
1898. LAPICQUE (L.). Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps. (*C. R. de la Soc. de Biol.*)
1907. LAPICQUE (L.). Tableau général des poids somatiques et encéphaliques dans les espèces animales. (*Bull. Soc. Anthr. Paris* [5], t. VIII, p. 248.)
1908. LAPICQUE (L.). Le poids encéphalique en fonction du poids corporel chez les individus d'une même espèce. (*Bull. Soc. Anthr. Paris* [5], t. VIII, p. 313.)
1910. LAPICQUE (L.). Relation du poids encéphalique à la grandeur rétinienne dans quelques ordres de Mammifères. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLI, p. 1393.)
1908. LAPICQUE (L.) et LAUGIER (H.). Relation entre la grandeur des yeux et le poids de l'encéphale chez les Vertébrés inférieurs. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXIV, p. 1108.)
1923. LAPICQUE (L.) et GIROUD (A.). En fonction de la taille de l'animal, le nombre des neurones sensitifs varie moins que celui des neurones moteurs. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXIX, p. 937.)
1927. LEHMANN (G.). Energetik der Organismus (in Oppenheimer *Handbuch der Biochemie*, t. VI).
1923. LE BRETON (E.) et SCHAEFFER (G.). Variations biochimiques du rapport nucléoplasmatique au cours du développement embryonnaire. (*Paris*.)
1904. LEINEMANN (K.). Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. (*Inaug. Diss. Univ. Münster i. W. Hildesheim*.)

1925. Lengerken (H. von). Beeinflussung des Lebenszyklus von *Tenebrio molitor*. L. durch äussere Faktoren. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 30 Jahresversamm. Zool. Anz., I. Supplément, p. 132.)
1925. LEVI (G.). Wachstum und Körpergrösse. (*Ergebn. der Anatom. und Entw. gesch.*, t. XXVIII, p. 87.)
1895. LUCIANI et LO MONACO (D.). Sur les phénomènes respiratoires des larves du Ver à soie. (*Arch. ital. Biol.*, t. XXIII, p. 427.)
1897. LUCIANI et LO MONACO (D.). L'accroissement progressif en poids et en azote de la larve du Ver à soie. (*Arch. ital. Biol.*, t. XXVII, p. 340.)
1929. LUDWIG (W.). Vergleichende Untersuchung über Wachstumsgesetze. (*Biol. Zentr.*, t. XLIX, p. 735.)
1911. MASING (E.). Über eine Beziehung zwischen Kernstoffgehalt und Entwicklung. (*Zeitsch. Physiol. Chem.*, t. LXXV, p. 135.)
1926. MILLOT (J.). Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.* Supplément VIII, p. 1.)
1926. NOMURA (E.). An application of $a = Kb^x$ in expressing the growth relation in molluscan shells. (*Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ.* [4], t. II, p. 53 et 57.)
1880. NOTHAFT (J.). Über die Gesichtswahrnehmungen vermittels der Facettenauges. (*Abh. Senckenberg Naturforsch. Ges.*, t. XII.)
1923. OLMSTEAD (J. M. D.) and BAUMBERGER (J. P.). Form and growth of Grapsoïd Crabs, a comparison of the form of three species of Grapsoïd Crabs and their growth at moulting. (*Journ. Morph.*, t. XXXVIII, p. 279.)
1910. PÉREZ (Ch.). Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). (*Arch. Zool. exp. et gen.* [5], t. IV, p. 1.)
1910. PÉREZ (Ch.). Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. (*Bull. Scient. Fr. et Belg.*, t. XLIV, p. 221.)
1918. PÉZARD (A.). Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LII, p. 1.)
1924. POISSON (R.). Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LVIII, p. 49.)
1930. PRZIBRAM (H.). Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. IV. Zunahme der Facetten-grösse und -Anzahl. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. LXXII, p. 280.)
1930. PRZIBRAM (H.) und BRECHER (L.). Wachstumsmessungen an *Tenodora aridifolia* Stoll., einer japanische Langheuschrecke. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. LXXII, p. 251.)
1912. PRZIBRAM (H.) und MEGUSAR (Fr.). Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. I. Länge und Masse. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXXIV, p. 680.)
1929. RAPKINE (L.). Énergétique et développement de l'œuf. (*Arch. Anat. Microsc.*, t. XXV, p. 482.)
1929. ROBB (R. C.). On the nature of hereditary size limitation. II-The growth of parts in relation to the whole. (*J. Exp. Biol.*, t. VI, p. 310.)
1908. RUBNER (M.). Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehung zu Wachstum und Ernährung. (*Berlin.*)

1910. RUNGIUS (H.). Über eine besonderkeit des Larvendarmes von *Dytiscus marginalis*. (Zool. Anz., t. XXXV, p. 341.)
1927. SALLER (K.). Untersuchungen über das Wachstum bei Säugetieren (Nagern). I Teil : Allgemeines aüsserer Wachstumverlauf. (Arch. f. Entw. Mech., t. CXI, p. 453.)
1926. SASAKI (K.). On a formula for determining the weight of the brain of *Carassius auratus*, etc. (Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ. [4], t. I, p. 239.)
1926. SASAKI (K.). Growth of *Telmessus cheiragonus* (Til.). (Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., t. III, p. 805.)
1928. SCHAW (M. E.). A contribution to the study of relative growth of parts in *Inachus dorsettensis*. (Journ. exp. Biol., t. VI, p. 145.)
1927. SCHMALHAUSEN (J.). Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetzmässigkeiten des Embryonalen Wachstums. (Arch. f. Entw. Mech., t. CIX, p. 455.)
1928. SCHMALHAUSEN (J.). Das Wachstumsgesetz und die Methode der Bestimmung der Wachstumskonstante. (Arch. f. Entw. Mech., t. CXIII, p. 462.)
1929. SCHMALHAUSEN (J.). Zur Wachstumstheorie. (Arch. f. Entw. Mech., t. CXVI, p. 567.)
1925. SINGH-PRUTHI (H.). The moulting of Insects. (Nature, t. CXVI, p. 938.)
1927. SCHULTZ (N.). Gesamts Stoffwechsel der wirbellosen Tiere (in Oppenheimer Handbuch der Bioch., t. VII.)
1911. STRAUS (E.). Die Chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohen während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien. (Zeitsch. f. Biol., t. LVI.)
1914. SZTERN (H.). Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata*. Burm. II-Länge, Breite und Höhe. (Arch. f. Entw. Mech., t. XL, p. 429.)
1910. TANGL (F.). Embryonale Entwicklung und Metamorphose von energetischen Standpunkte aus betrachtet. (Pflügers Arch., t. CXXX, p. 55.)
1930. TAZELAAR (M. A.). The relative growth of parts in *Palæmon carcinus* (J. exp. Biol., t. VII, p. 165.)
1928. TCHANG YUNG-TAI. Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). (Bull. Sc., Fr. Belg. Supplément X.)
1926. TEISSIER (G.). Sur la biométrie de l'œil à facettes des Insectes. (Bull. Soc. Zool. France, t. LI, p. 501.)
1927. TEISSIER (G.). Similitude biologique et croissance pondérale. Interprétation des « cycles de croissance ». (C. R. de la Soc. de Biol., t. XCVI, p. 955.)
1927. TEISSIER (G.). La croissance nucléaire en fonction de la croissance cellulaire, au cours de l'ovogénèse chez *Hydractinia echinata* (Flem.). (C. R. de la Soc. de Biol., t. XCVII, p. 1524.)
1928. TEISSIER (G.). La grandeur du métabolisme en fonction de la taille. Étude de biométrie théorique. (Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol., t. IV, p. 1.)
1928. TEISSIER (G.). Croissance pondérale et croissance linéaire chez les Insectes. (C. R. de la Soc. de Biol., t. XCVIII, p. 842.)
1928. TEISSIER (G.). Sur l'indépendance relative de la croissance et des mues chez les Insectes. (C. R. de la Soc. de Biol., t. XCVIII, p. 903.)

1928. TEISSIER (G.). Croissance des populations et croissance des organismes. Examen historique et critique de quelques théories. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. IV, p. 342.)
1928. TEISSIER (G.). Sur la croissance pondérale du squelette chitineux chez les Insectes. (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIX, p. 299.)
1928. TEISSIER (G.). Sur les dysharmonies de croissance chez les Insectes. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIX, p. 297.)
1928. TEISSIER (G.). Sur quelques dysharmonies de croissance des Crustacés Brachyures. (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIX, p. 1934.)
1929. TEISSIER (G.). Dysharmonies biochimiques dans la croissance larvaire de *Tenebrio molitor* L. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. C, p. 1171.)
1930. TEISSIER (G.). Sur l'énergétique de la croissance de *Tenebrio molitor* L. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CIV, p. 857.)
1930. TEISSIER (G.). Discontinuités et indéterminations dans la croissance biochimique de *Galleria mellonella* L. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CIV, p. 859.)
1928. TERAO ARATO. Growth of the Lobster, *Homarus americanus*. (*Proc. Soc. for Exper. Biol. and Med.*, t. XXV [5], p. 353.)
1927. TERROINE (E. F.) et BONNET (R.). L'énergie de croissance. X. Formation des matières grasses aux dépens des glucides chez les microorganismes. (*Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. IX, p. 558.)
1930. TERROINE (E. F.) et SZUCS. Le rapport des corps puriques aux protides chez les microorganismes. (*Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, t. VI, p. 129.)
1922. TERROINE (E. F.) et WURMSER (R.). L'énergie de croissance. I. Le développement de l'*Aspergillus niger*. (*Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. IV, p. 519.)
1917. THOMPSON (d'Arcy W.). On growth and Form. (Cambridge.)
1924. TITSCHACK (E.). Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. I. *Carausius morosus*. (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, t. CXXIII, p. 431.)
1926. TITSCHACK (E.). Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. *Tineola biselliella*. Hum. Gleichzeitig ein Beitrag zur Klärung des Insektenhäutung. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, t. CXXVIII, p. 509.)
1923. WURMSER (R.). L'énergétique et la biochimie. (*Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. V, p. 487.)
1929. ZABINSKI (J.). The growth of Blackbeetles and of Cockroaches on artificial and on incomplete diets. Part. I. (*Brit. Journ. Exp. Biol.*, t. VI, p. 360.)
-

DEUXIÈME THÈSE

Étude expérimentale du développement de quelques Hydraires

Vu et approuvé :

Paris, le 22 Décembre 1930

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.

ACHEVÉ D'IMPRIMER PAR

Les Presses Universitaires de France

le 25 janvier 1931.

